

LA EVOLUCION DE LAS ESTRATEGIAS DE VIDA EN LOS PECES DE LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

Kirk O. Winemiller¹ y Donald C. Taphorn²

- 1- Department of Zoology, The University of Texas, Austin, Texas 78712, U.S.A.
- 2- Programa de Recursos Naturales Renovables, UNELLEZ, Guanare, Estado Portuguesa, Venezuela 3323.

RESUMEN

El concepto de evolución de la historia de la vida ha recibido considerable atención, pero el debate queda actualmente estancado por un impase entre dos teorías, la de la selección r versus K , y la de hacer apuestas compensatorias, o "bet-hedging". Analizamos características asociadas con la reproducción y la estructura poblacional para 71 especies de peces de los llanos y piedemonte andino venezolano para evaluar estas teorías. Los patrones de covarianza entre 10 parámetros de la historia de vida resultaron en un continuo tricótomo, con tres tácticas distintas asociadas con cada extremo o ápice. La primera táctica, llamada la estrategia K , se caracteriza por la sobrevivencia relativamente alta de juveniles y adultos, baja fecundidad, una vida larga (tiempo de generación), iteroparidad, y por una densidad poblacional estable. La segunda táctica (estrategia r_1) está asociada con baja sobrevivencia de los juveniles y los adultos, baja fecundidad, vidas cortas (o tiempo de generación), iteroparidad y densidades poblacionales variables. La tercera táctica (estrategia r_2) se caracteriza por baja sobrevivencia juvenil, pero alta sobrevivencia adulta, alta fecundidad, una vida larga y grandes fluctuaciones en la densidad poblacional.

Varios de estos parámetros fueron afectados por la filogenia de la especie, especialmente al nivel ordinal. El tamaño fue correlacionado con la fecundidad, aun cuando eliminamos los efectos filogenéticos. Los límites impuestos por el diseño filogenético de una especie deben frenar la divergencia adaptable en el corto plazo, pero al haber suficiente tiempo y variación genética, los taxa pueden divergir con respecto a las características de su historia de vida. El modelo de un continuo de dos dimensiones predice grupos específicos de características asociadas una con la otra para los taxa que han evolucionado historias de vida diferentes. Estas predicciones se basan en explícitas compensaciones biológicas relativas (de costo vs beneficio) entre los parámetros ix

(sobrevivencia), m_x (fecundidad) y T (duración de la vida o la generación) en las ecuaciones más básicas que describan el crecimiento poblacional. La posición relativa de una población dentro del continuo de dos dimensiones está asociado con la estabilidad ambiental, y con la variación temporal o espacial de sus recursos alimentarios o de sus predadores. Las predicciones en ambos modelos (r/K y apuestas compensatorias), son compatibles si las interpretamos como correspondientes a dos ejes diferentes dentro de un continuo de tres dimensiones. Las discrepancias percibidas entre estos dos modelos se deben entonces a que no se reconocía la posibilidad de dos diferentes estrategias "r".

ABSTRACT

The concept of life history evolution has received considerable attention, yet the field remains stalled at an impasse between two theories, "r" and "K" selection vs bet-hedging. Traits associated with reproduction and the population structure of 71 species of fishes from the Venezuelan llanos and Andean piedmont were analyzed in an attempt to evaluate theory. The patterns of covariation among 10 life history variables yielded a trichotomous continuum with three distinct tactics associated with each endpoint. The first tactic, termed the K-strategy, is characterized by relatively high juvenile and adult survivorship, low fecundity, long generation time, iteroparity and relatively stable population density. The second tactic (r_1 -strategy) is associated with low juvenile and adult survivorship, low fecundity, short generation time, iteroparity, and variable population densities, the third tactic (r_2 -strategy) is characterized by low juvenile but high adult survivorship, high fecundity, long generation time, and large fluctuations in population density.

Several characters were affected by phylogeny, especially at the ordinal level, and size was correlated with fecundity, even when phylogenetic effects were removed. Phylogenetic design constrains should impede adaptive divergence on a proximate scale, yet given sufficient time and genetic variation for evolution, taxa may diverge with respect to life history characters. The two-dimensional continuum predicts specific suites of characters among divergent taxa. These predictions are based on explicit biological trade-offs among the parameters l_x , m_x and T in the most basic population growth equations. A populations' relative position within the two-dimensional continuum, is associated with environmental stability and temporal or spatial variation in its resources or predators. Predictions of both r/K and bet-hedging models can be interpreted as compatible, each corresponding to a separate axis within the trichotomous continuum. It is proposed that the discordance between one-dimensional life history theories was founded in the lack of recognition of dual r-strategies.

INTRODUCCION

Los diversos métodos por los cuales los seres vivos se reproducen han llamado la atención de los biólogos desde hace mucho tiempo. Desde la perspectiva evolucionaria, las características asociadas con la reproducción deben estar sujetas a una selección natural intensa, ya que estas afectan directamente la representación genética de un individuo en las generaciones futuras. La selección natural es definida como la diferencia en el éxito reproductivo entre los diferentes individuos de una población (Darwin, 1859). Todas las poblaciones naturales están comprendidas por organismos finitos, y por eso están sujetas a una renovación de individuos gradual o periódica. La estructura de edad y el tamaño de una población son resultados de la natalidad y mortalidad. Consecuentemente, las implicaciones ecológicas y evolucionarias de las diferentes modalidades de la reproducción, llamadas "historias de vida", han sido el objeto de numerosos estudios empíricos realizadas, y han sido discutidos extensamente en muchos trabajos teóricos (Giesel, 1976; Horn, 1978; Sibley y Calow, 1986; Southwood, 1976; Stearns 1976, 77; Boyce 1984).

Las metodologías utilizadas en el estudio de la evolución de la historia de vida, aunque son muy variadas, caen básicamente en dos escuelas:

1. "El Principio de la Asignación" (en inglés: principle of allocation) o el método del organismo (Cody 1966; Lack 1968; Pianka y Parker, 1975).
2. "El Método Poblacional" (Cole, 1954; Lewontin, 1966; Charlesworth, 1980).

La primera escuela ha utilizado más resultados empíricos y pone énfasis en los canjes entre los parámetros de la historia de vida al nivel del individuo, como por ejemplo el esfuerzo reproductivo y la sobrevivencia de los adultos (Tinkle, 1969), tamaño de nidada e inversión por cría (Cody, 1966), o el esfuerzo reproductivo y el valor residual reproductivo (Pianka, 1976). En la escuela poblacional, dependen más de los modelos matemáticos, en donde la capacidad de sobrevivencia es generalmente definida por la rata intrínseca de aumento de la población " r " (o la rata finita de aumento). Los parámetros poblacionales, por ejemplo la fecundidad a una edad específica, y los esquemas de sobrevivencia (la proporción de una cohorte que sobrevive por un intervalo de edad predeterminado), se manipulan y son evaluados en relación a su efecto sobre " r " (Murphy, 1968; Schaffer, 1974a, 1974b; Michod, 1979). Ambos métodos predicen una correlación negativa entre los parámetros claves de la historia de vida, por ejemplo la sobrevivencia del adulto y la edad a maduración, o la sobrevivencia del juvenil y la fecundidad (Reznick, 1985).

Las dos principales teorías de la evolución de las historias o estrategias de vida, "la selección *r* versus *K*", y la de "hacer apuestas compensatorias (bet-hedging)", salieron casi simultáneamente. MacArthur y Wilson (1967) propusieron originalmente los conceptos de la selección "*r*" (*r* es el componente de la selección natural que es independiente de la densidad de la población) y la selección "*K*" (el componente dependiente), en relación a la acumulación de una fauna en islas. Estos dos términos vienen de la ecuación Verhulst-Pearl para crecimiento:

$$dN/dt = r(K-N/k)$$

donde dN/dt es el cambio en el tamaño de una población en un intervalo de tiempo t , r es la tasa intrínseca (máxima) de aumento en la población, N es el tamaño de la población al comienzo del intervalo t , y K es la capacidad de la carga del ambiente (o sea la población más grande posible que puede ser soportada por los recursos disponibles). Estos conceptos fueron formalmente incorporados en una teoría de la evolución de la historia de la vida por Pianka (1970), quien notó un aparente continuo en la naturaleza que une los dos casos extremos. El reconoció que la capacidad para un crecimiento rápido en una población está asociada con un tamaño corporal pequeño, un desarrollo o maduración rápida, una fecundidad alta, y poca inversión por cada cría (estrategia "*r*"), y que esto se contrasta con una habilidad competitiva superior caracterizada por un tamaño corporal más grande, un desarrollo más lento, una fecundidad más baja, una inversión alta (de energía y tiempo de los padres) en cada cría (estrategia "*K*"). A pesar de muchas críticas basadas en el modelo alterno (Stearns, 1977), interpretación de evidencias empíricas (Wilbur et al., 1974), terminología ambigua (Hairston et al., 1970; Parry, 1981) y evidencia experimental opuesta (Mertz, 1975; Taylor y Condra, 1980; Barclay y Gregory, 1982; Bell, 1984), el modelo de "*r*" y "*K*" para la historia de la vida queda como el más utilizado en la literatura, y especialmente en los textos básicos de ecología.

En contraste con el modelo *r*-*K* para la evolución de estrategia o historia de vida, el modelo alterno, elaborado primero por Murphy (1968), no es explícitamente determinístico. Este modelo fortuito, llamado el modelo de "compensar las apuestas" (Stearns, 1976) predice unas asociaciones de características de la historia de la vida, pero por otras razones. El modelo de compensar las apuestas predice una asociación de tamaños de nidada reducidos, una vida más larga, y la iteroparidad (reproducirse repetidamente) cuando la variación en la sobrevivencia de los juveniles es alta a causa de una variabilidad ambiental. Nidadas más grandes, una vida más corta y la semelparidad (reproducirse sólo una vez) debe evolucionar como una respuesta a condiciones que aumen-

tan la varianza en la sobrevivencia de los adultos (Charnoy y Schaffer, 1973). Numerosos estudios cuantitativos teóricos que han afinado varios aspectos del modelo original de Murphy (Schaffer, 1974a, 1974b; Michod, 1979; Charlesworth, 1980) y muchos estudios empíricos han hecho un intento para probar los pronósticos del modelo de compensar sus apuestas (Schaffer y Elson, 1975; McCleod et al., 1981; Stearns 1983a, 1983b).

Hay varios factores que influyen sobre un investigador al interpretar sus datos empíricos en función de la filosofía "r-K" o la de "compensar sus apuestas". Los análisis entre diferentes especies o entre taxa más altas frecuentemente revelan patrones que se interpretan como estrategias r-K (Pianka, 1970; Dunham y Miles, 1985; Gittleman, 1986), pero estudios de poblaciones o individuos de la misma especie han resultado muchas veces en datos que se han interpretado como de acuerdo con la filosofía de compensar sus apuestas (Mertz, 1975; Dawson, 1977; Stearns, 1983a, 1983b). Estas supuestas diferencias han llevado a algunos investigadores a cuestionar si los aparentes patrones r-K representan nada más que un resultado del diseño del sistema filogenético, y no un fenómeno del ambiente natural (Stearns, 1983c; Clutton-Brock y Harvey, 1979; Dunham y Miles, 1985; Gittleman, 1986).

Nuestro estudio evalúa los patrones de covarianza entre las características de historias de vida de los peces dulciacuícolas del Estado Portuguesa en Venezuela. Los patrones descubiertos entre estos peces son integrados en un modelo nuevo que reconcilia las diferencias entre los dos modelos de selección r-K y compensación de apuestas. El nuevo modelo asocia grupos parecidos de características de la historia de vida dentro de un continuo tricótomos que tiene sus tres ápices asociados con la minimización de la duración de una generación, o con la maximización de sobrevivencia o fecundidad acumulativa (de toda la vida). Este modelo nuevo es consistente con los principios básicos de la alocaión y con las ecuaciones fundamentales demográficas.

METODOLOGIA

El Muestreo

Durante cada mes de 1984, se colectaron peces de dos localidades en el Estado Portuguesa, Venezuela. Caño Maraca, el sitio con más diversidad específica, es en realidad un hábitat entre caño y estero. Es un brazo o afluente menor del propio Caño Maraca que tiene poco flujo, ubicado a unos 30 km al sur de Guanare (8° 52' 30" Lat. N.; 69° 27' 40" Long. O.). La región estudiada queda en terrenos planos y bajos que normalmente se inundan durante los meses más lluviosos (junio a agosto). Cuando empieza a llover, un área grande en las riberas del caño se inunda y así se cambia de un espinal seco, de baja vegeta-

ción, y de suelos pobres y arcillosos, a un productivo ambiente acuático, el estero. En los meses más secos (diciembre a mayo), este hábitat acuático se reduce poco a poco hasta que sólo queda una serie de pozos en el cauce principal del caño, con profundidades promedios de 1.0 m. En la sequía, se reduce drásticamente la concentración del oxígeno disuelto, y algunos peces utilizan adaptaciones especiales para sobrevivir.

El otro sitio, Caño Volcán (8° 59' 15" Lat. N; 69° 53' 30" Long. O), es un pequeño caño de tercer orden en la terraza más baja del piedemonte andino. Este caño fluye por un bosque seco tropical deciduo, es muy estrecho, y comprende áreas de flujo rápido y pozos. El Caño Volcán difiere de Caño Maraca en tener una pendiente más fuerte, una descarga de sequía más estable, y una cuenca más boscosa. Caño Volcán recibe inundaciones rápidas pero de poca duración con mucha frecuencia durante la época de lluvias. La distribución de las lluvias en 1984 para dos estaciones climatológicas (Papelón y Mesa de Cavacas), está representada en la Fig. 1.

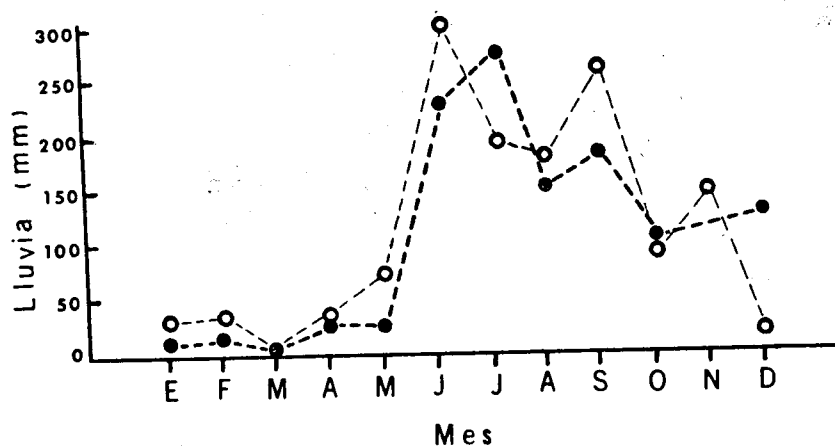


Figura 1. Medias mensuales de lluvia en Mesa de Cavacas (círculos abiertos) y Papelón (círculos sólidos), en 1984.

Colectamos los peces con redes de mano, dos chinchorros (uno con malla de 3,2 mm y 2,5 m de longitud, y el otro con malla de 12,7 mm y 20 m de longitud), una red de ahorque con nylon monofilamento, y con anzuelo. En cada sitio se hizo un esfuerzo para garantizar muestrear la comunidad íctica completa y así asegurar que la muestra de cada especie refleje su abundancia relativa y la estructura de su población durante cada mes. El esfuerzo de pesca en cada sitio cada mes fue aproximadamente igual. Las muestras utilizadas para comparar la densidad poblacional relativa se hicieron en uno o dos días entre el día 11 y 28 de cada mes. Hicimos colecciones en otras fechas, si era necesario, para obtener muestras de las especies no comunes. Con la excepción de las especies más abundantes (de las cuales hicimos una submuestra representativa para calcular abundancia relativa), todos los individuos colectados fueron preservados en formol al 15%.

En marzo, junio, julio, septiembre y noviembre, se hicieron colecciones en el embalse Las Majaguas, un reservorio de aprox. 4.000 ha ubicado en la parte oeste del Estado Portuguesa (9° 40' 00" Lat. N; 69° 0' 0" Long O). Utilizamos chinchorros, redes de mano y anzuelos para coleccionar los peces en dos zonas del embalse: un brazo estrecho del reservorio que recibe un canal de entrada de agua, y en la parte abierta del embalse tanto cerca de la orilla, como en el medio. El brazo estrecho fluctuaba mucho en sus condiciones físico-químicas en relación con el agua en la parte central del embalse.

Después de su análisis, una parte de los peces fueron depositados en el Museo de Zoología del Museo de Ciencias Naturales de Guanare, en la UNELLEZ, la otra parte está depositada en la Natural History Collection of the Texas Memorial Museum, University of Texas, Austin, Texas, USA.

Los datos

Los parámetros relacionados con reproducción y la estructura de la población fueron medidos para calcular o estimar otras características de la historia de la vida. Todos los especímenes se identificaron y se midió su longitud estándar (LE). Cuando habían disponibles, se disecaron 30 ejemplares de cada especie de cada muestra mensual tanto en Caño Maraca como en C. Volcán. Codificamos la condición de la gónada en base a su tamaño y color, utilizando las siguientes categorías: transparente (1), translúcido (2), opaco (3); pequeño (1), mediano/pequeño (2), mediano (3), mediano/grande (4), y grande (5). Calculamos el índice de la gónada total, sumando el valor dado por el color con el valor dado por su tamaño dividido por dos. Así los valores tenían un rango de entre 1 y 4. Usamos los mismos criterios para codificar los machos y las hembras, y anotamos diferencias intersexuales e interespecíficas en el tamaño, color y la textura de gónadas completamente maduras. Codificamos la cantidad de grasa

en las vísceras en una escala de 1 (poca) a 4 (mucho). La varianza en el tamaño de los oocitos dentro de cada ovario fue clasificada como: muy uniforme, moderadamente uniforme, moderadamente variable o muy variable. Esa información fue utilizada en conjunto con otras medidas para evaluar la cantidad de episodios de reproducción que ocurran cada año. El diámetro del oocito más grande en ovarios maduros fue determinado al 0,05 mm utilizando un estereoscopio con un micrómetro ocular. La media de las longitudes estándares, la tasa de juveniles vs adultos, y la media de los códigos de las gónadas fueron graficados para las especies más comunes para evaluar la duración de su época de reproducción. Definimos inmaduro como aquel individuo cuya longitud estándar era menor de la longitud mínima observada en una hembra fértil dentro de todas las colecciones de una especie.

Medimos, codificamos o estimamos 10 parámetros directamente relacionados con la teoría de la historia de vida para 58 especies de peces en Caño Maraca, y 12 especies en Caño Volcán. Cuando una especie fue encontrada en ambos sitios, utilizamos los datos de la población con la densidad más alta. La raya de río *Potamotrygon orbignyi*, fue colectada en otros sitios en los llanos e incluida en los análisis porque fue reportada para Caño Maraca aunque no la capturamos, y porque tiene aspectos muy interesantes de su historia de vida (es vivípara, casi siempre con 2 crías, y su período de gestación es muy largo). Explicamos los métodos utilizados para asignar los valores de cada parámetro en el apéndice 1. Con la excepción del coporo, *Prochilodus mariae* (ambos sitios), de la palambra, *Brycon whitei* (C. Volcán), y la raya de río, sólo incluimos las especies que se reproducen en ambos sitios para los análisis. Colectamos jóvenes inmaduros, adultos fértiles e infértiles de *Prochilodus* y *Brycon* pero su reproducción ocurre en sitios río abajo. Al comenzar las lluvias, estas dos especies hacen migraciones de largas distancias para reproducirse (Lilyestrom 1983; Lilyestrom y Taphorn 1983). Si no pudimos calcular uno de los parámetros de una especie con suficiente confianza, utilizamos el valor calculado para la especie más afín filogenéticamente (pero de 710 parámetros calculados en la matriz, sólo 21 fueron estimados así). Aunque sólo capturamos dos individuos de *Pterolebias hoignei* en Caño Maraca, en la época lluviosa, incluimos esta especie anual porque su biología reproductiva es única y relativamente bien conocida (Wourms 1972).

Análisis

Computamos un análisis de los componentes principales de una matriz de correlación entre los 10 parámetros en el juego original de datos. (Apéndice 2). Ese análisis consiste de una metodología de ordenación que permite observar los puntos de datos correlacionados con los dos o tres ejes (dimensiones orto-

gonales) más obvias que existen en la "nube" multidimensional que representa toda la variación en la matriz. Cuando existen, patrones intrínsecos de la "nube" emergen cuando hacemos un gráfico de los dos o tres primeros componentes principales, o sea, ejes independientes derivadas de las variables dependientes originales (Pielou, 1984). La magnitud de cada componente está reflejada en su respectivo "eigenvalor", con valores mayores a 1,0 siendo generalmente aceptados como explicativos de una parte significativa de la varianza presente en la matriz multidimensional.

Tomando en consideración algunas observaciones sobre el efecto de la alometría sobre los parámetros utilizados en estudiar las estrategias de historia de vida (Dunham y Miles, 1985; Gittleman, 1986), hicimos análisis de componentes principales adicionales con matrices donde: 1) hicimos una transformación log de la longitud estándar; 2) eliminamos LE como una variable dependiente; y 3) con nueve variables dependientes corregidas para LE (utilizando los residuales de un análisis de regresión). También hicimos un análisis de varianza y covarianza acomodado para cada una de las nueve variables, acomodando la LE dentro de la familia, y la familia dentro del orden. Para probar la hipótesis que dice que los patrones de variación interespecífica para parámetros de historia de vida vienen de una base filogenética (Dunham y Miles, 1985) computamos ANOVA para orden y familia, además de los análisis ANOVA acomodados. Realizamos análisis de componentes principales separados para los órdenes Characiformes (N = 34), Siluriformes (incluyendo Gymnotiformes) (N = 26), y Perciformes (N = 6) para permitir una comparación entre los patrones en estos órdenes en relación a los patrones observados en la matriz global.

RESULTADOS

Los peces de Caño Maraca y C. Volcán mostraron una gama muy amplia de parámetros de historias de vida (Apéndice 1). Por ejemplo, encontramos reproducción tanto estacional como continua en las familias Characidae (Fig. 2, 3) y Cichlidae (Fig. 4,5) en Caño Maraca. Hay protección paternal de los huevos y las larvas en todos los cíclidos (construyen nidos en el sustrato), en la guabina *Hoplias malabaricus* (nido en el sustrato), en el caribe, *Pygocentrus natus* (desovan sobre la vegetación acuática), en el curito *Hoplosternum littorale* (nido de burbujas flotante), y en varias especies de loricáridos (nido en túneles, o llevan los embriones adheridos externamente al cuerpo del adulto).

Las correlaciones entre los diez parámetros se presentan en Tabla 1. Para los datos no transformados (para la fecundidad y la longitud transformado por log) encontramos correlaciones significativas positivas ($r > 0,5$, $p < 0,01$) entre duración de la generación con log-LE, fecundidad con log-LE, y para el tamaño del oocito con protección

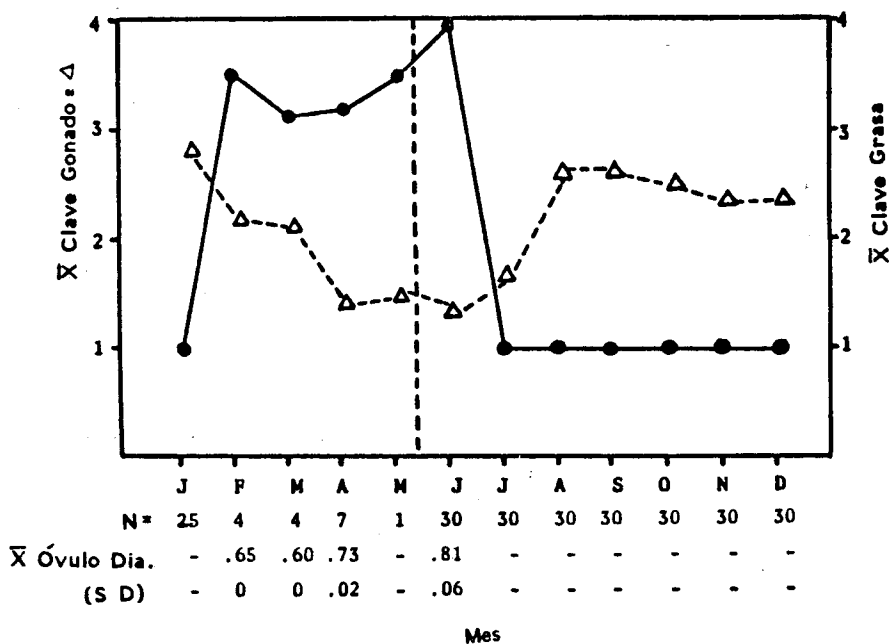
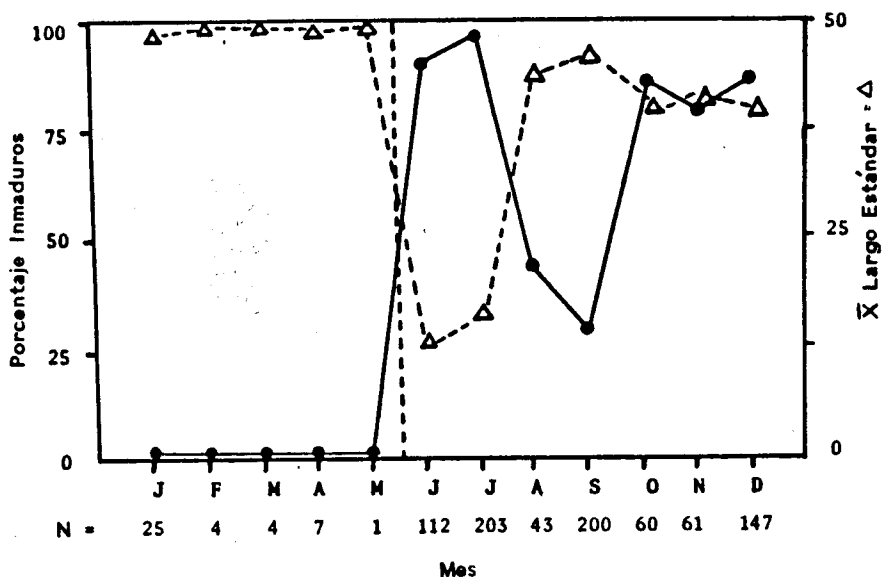


Figura 2. Datos de *Astyanax bimaculatus* en Caño Maraca. A. Tamaño medio (triángulos) y porcentaje de individuos inmaduros (círculos sólidos) colectado por mes. B. Peso medio de la gónada (triángulos), y Códigos de porcentaje de grasa corporal, por mes.

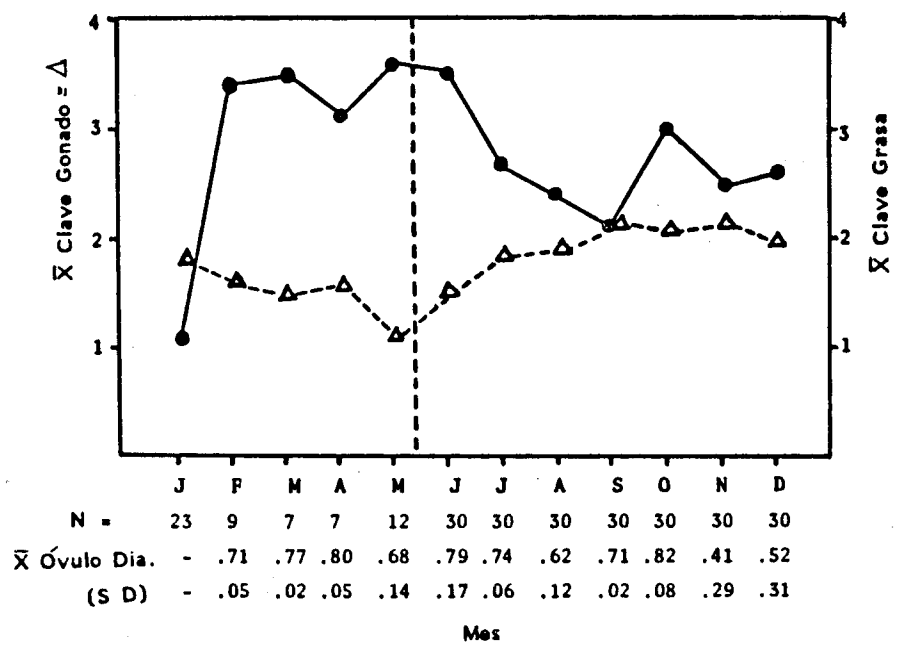
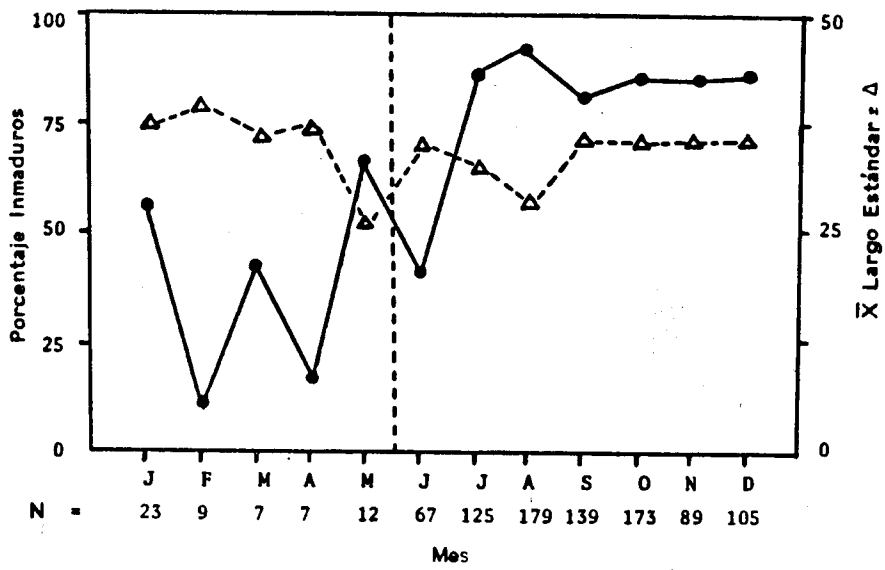


Figura 3. Datos de *Roebooides dayi* en Caño Maraca. A. Tamaño medio (triángulos) y porcentaje de individuos inmaduros (círculos sólidos) colectado por mes. B. Peso medio de la gónada (triángulos), y Códigos de porcentaje de grasa corporal, por mes.

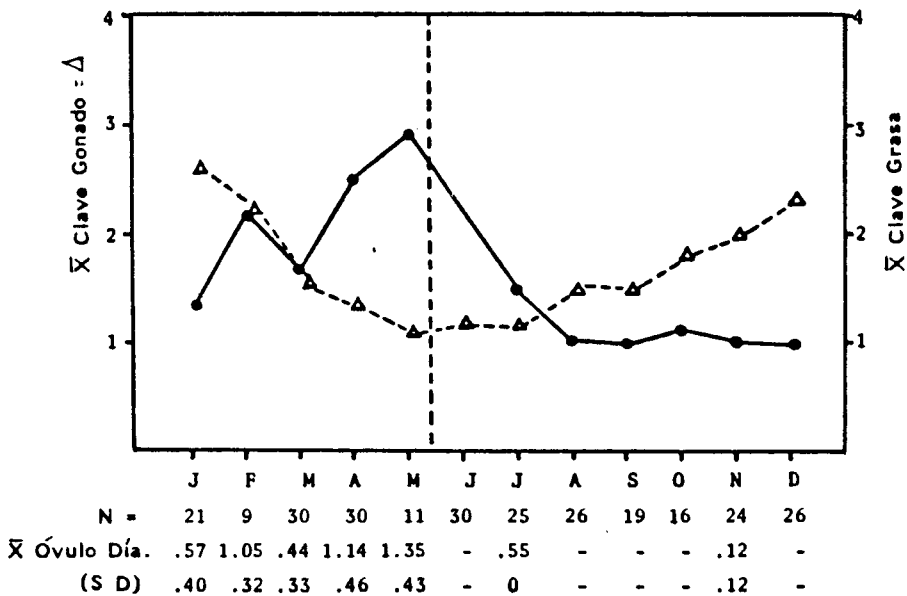
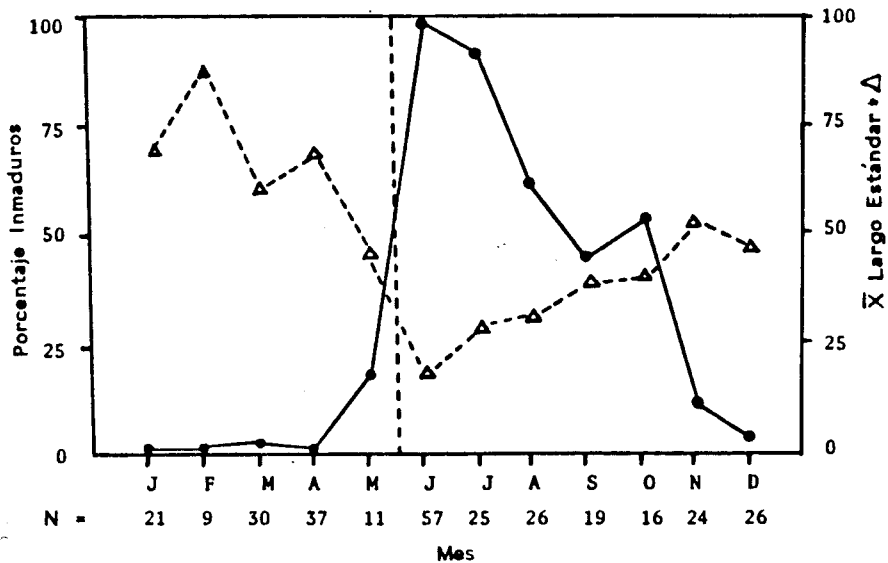


Figura 4. Datos de *Cichlasoma orinocense* en Caño Maraca. A. Tamaño medio (LE) (triángulos) y porcentaje de individuos inmaduros (círculos sólidos) colectado por mes. B. Peso medio de la gónada (triángulos), y Códigos de porcentaje de grasa corporal, por mes.

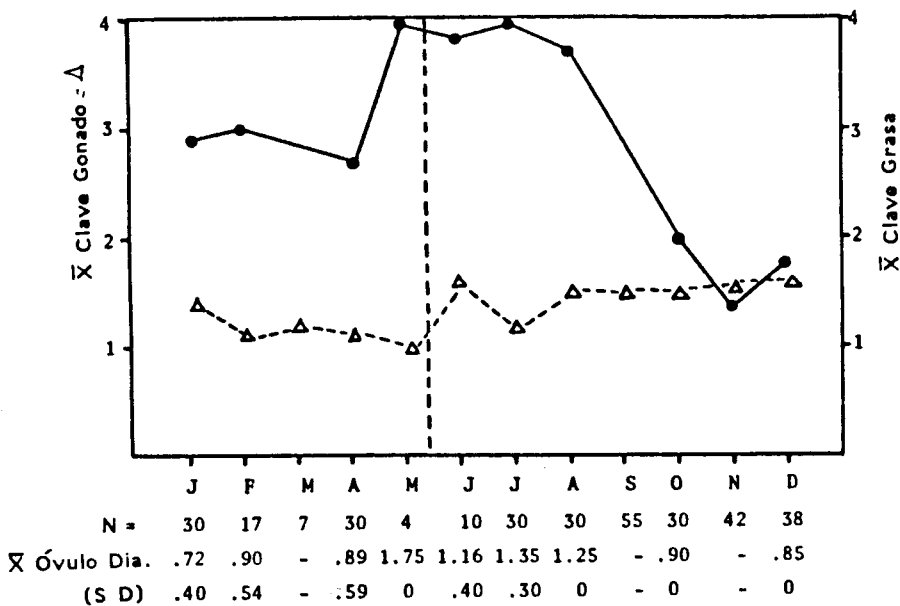
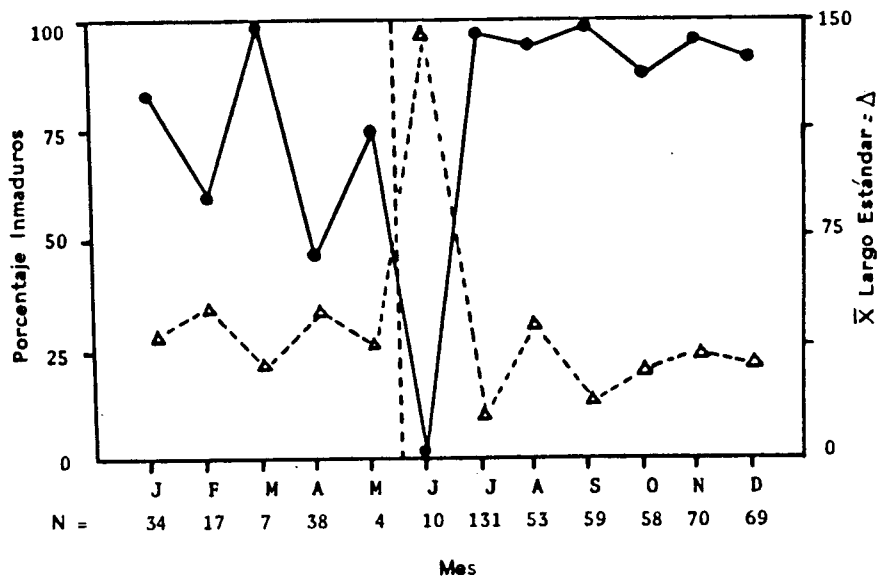


Figura 5. Datos de *Caquetia kraussi* en Caño Maraca. A. Tamaño medio (triángulos) y porcentaje de individuos inmaduros (círculos sólidos) colectado por mes. B. Peso medio de la gónada (triángulos), y Códigos de porcentaje de grasa corporal, por mes.

paternal. Encontramos correlaciones negativas significativas ($r < 0,5$, $p < 0,01$) entre la duración de la generación y la duración de la época reproductiva, el número de episodios de reproducción por año, y la distribución de edades durante la época lluviosa; entre episodios por año con log-fecundidad y la distribución de edades en época seca; entre log-fecundidad y la distribución de edades en la época lluviosa; y entre log-LE y la distribución de edades en la época lluviosa. Veintiséis correlaciones de los parámetros de la historia de vida fueron negativas, y 19 salieron positivas o cero. Cuando se eliminaba el tamaño como factor en el análisis (utilizando los residuales de regresión), los resultados no cambiaron apreciablemente (Tabla 1). Cuando incluimos todos los 10 variables (datos no transformados para 8 parámetros más log-LE y log-fecundidad), los primeros tres componentes principales redujeron la variación por 76% (Tabla 2). Obtuvimos un resultado muy similar cuando utilizamos LE y fecundidad sin transformarlos por log (los tres primeros componentes principales modelaron 70% de la variación). El primer eje o componente fue afectado más o menos de igual magnitud por siete parámetros (excluyendo fluctuación de la población, el tamaño del oocito y la protección paternal). El segundo eje fue derivado principalmente de: tamaño del oocito, protección paternal, y log-LE. La fluctuación de la población, duración de la época reproductiva y la distribución de edad en la sequía y época lluviosa también fueron correlacionados significativamente con el CP-2 (Tabla 3). El tercer eje fue derivado principalmente de la fluctuación poblacional, la distribución de edades en sequía, y el número de episodios de reproducción por año. El cuarto eje sólo respondió a 7% de la varianza multidimensional y fue derivado principalmente de tres variables, duración de la época reproductiva (eigenvalor = $L -0,512$), log-fecundidad ($-0,527$), y tamaño del oocito ($0,450$).

Al graficar las especies según sus valores de los primeros dos componentes principales (Fig. 6) observamos una distribución más o menos triangular donde los tres ápices representan tres estrategias de historias de vida distintas. Las especies con valores intermedios de Componente Principal 1 (CP1) y valores altos de CP2 usualmente muestran protección paternal de la cría, una época de reproducción alargada, reproducción repetida varias veces en la época, una distribución de edades uniforme a través del año una duración de la generación relativamente larga, un cuerpo grande con el diámetro del oocito grande. Estas especies generalmente mostraron menos fluctuación en su población durante el año (indicada por los valores CV de las muestras mensuales). El segundo ápice corresponde a aquellas especies con valores bajos de CP1 valores bajos o intermedios de CP2. Estas no tienen (o tienen poca) protección paternal de la cría, una época de reproducción alargada, repetidos episodios de reproducción, y una distribución uniforme de edades a través de la época lluviosa (y en sequía también para algunas especies), generaciones cortas, pequeñas nidadas, pequeños oocitos y cuerpos y fluctuaciones poblacio-

Tabla 1. Matriz de correlación de parámetros absolutos de la historia de vida para peces de dos sitios en los llanos venezolanos. Los valores entre paréntesis son los residuales de regresión para log-LE (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

PARAMETRO	FLUCT	DJR GEN	ESTACION	EPISODIOS	FECUND	TAMANO OVA	PROT PAT	DISTR SECA	DISTR LLUVIAS
FLUCT	x	(-0.09)	(-0.29)**	(0.13)	(-0.01)	(-0.22)**	(-0.36)**	(-0.09)	(-0.09)
DJR GEN	-0.04	x	(-0.63)**	(-0.53)**	(0.41)**	(-0.16)	(-0.18)	(0.53)**	(-0.30)**
ESTACION	-0.30**	0.65**	x	(0.39)**	(-0.25)*	(0.27)*	(0.50)**	(-0.45)**	(0.41)
EPISODIOS	0.10	-0.62**	0.44**	x	(-0.49)**	(0.31)**	(0.11)	(-0.75)**	(0.31)**
FECUND	0.01	0.62**	-0.35**	-0.59**	x	(-0.49)**	(-0.33)**	(0.45)**	(-0.44)**
TAMANO OVA	-0.10	0.15*	0.12	0.08	-0.05	x	(0.62)**	(-0.34)**	(0.27)*
PROT PAT	-0.34**	-0.01	0.41**	0.00	-0.09	0.65**	x	(-0.38)**	(0.20)*
DISTR SECA	-0.07	0.49**	-0.46**	-0.73**	0.43**	-0.26*	-0.34**	x	(-0.10)
DISTR LLUVIAS	-0.10	-0.57**	0.46**	-0.46**	-0.67**	-0.16	-0.05	-1.5	x
log-LE	-0.04	-0.57**	-0.25*	-0.37**	0.61**	0.47**	0.25	0.11	-0.70**
Valor Media	1.06	10.69	3.70	2.00	5269	1.39	1.94	2.67	1.46

Tabla. 2 Resultados del análisis de componentes principales utilizando valores absolutos (pero con LE y Fecundidad transformado por log) y ajustado por lonitud estándar, para 71 especies de peces de los llanos venezolanos.

Valores Absolutos			
	Eigenvalor	Varianza Acumulativa	
CP1	4.01	0.401	
CP2	2.29	0.630	
CP3	1.30	0.760	

PARAMETRO	CP1	CP2	CP3
FLUCT	0.034	-.244	0.692
DUR GEN	0.430	0.061	0.692
ESTACION	-.345	0.243	-.051
EPISODIOS	-.396	0.057	-.357
log-FECUND	0.410	.033	0.003
TAMANO OVA	0.023	0.560	0.089
PROT PAT	-.060	0.570	-.166
DISTR SECA	0.315	-.286	-.424
DISTR LLUVIAS	-.385	-.168	-.275
log-LE	0.343	0.354	0.230

Valores Ajustados para Longitud			
	Eigenvalor	Varianza Acumulativa	
CP1	3.71	0.412	
CP2	1.62	0.592	
CP3	1.03	0.707	

PARAMETRO	CP1	CP2	CP3
FLUCT	-.073	-.611	0.270
DUR GEN	-.364	0.281	0.390
ESTACION	-.381	0.127	-.546
EPISODIOS	-.380	-.366	0.090
log-FECUND	-.368	0.071	0.090
TAMANO OVA	0.325	0.325	0.497
PROT PAT	0.314	0.472	0.151
DISTR SECA	-.394	0.243	-.151
DISTR LLUVIAS	0.276	0.061	-.227

Tabla 3. Correlaciones de los primeros dos componentes principales con los parámetros de historia de vida originales (* = $P < 0,05$; ** = $P < 0,005$).

PARAMETRO	PC1	PC2
FLUCT	.07	-.37**
DUR GEN	.86**	.09
ESTACION	-.69**	.36**
EPISODIOS	-.79**	.09
log-FECUND	.82**	.05
TAMANO OVA	.05	.85**
PROT PAT	-.12	.86**
DISTR SECA	.63**	-.43*
DISTR LLUVIAS	-.77**	-.25*
log-LE	.69**	.54**

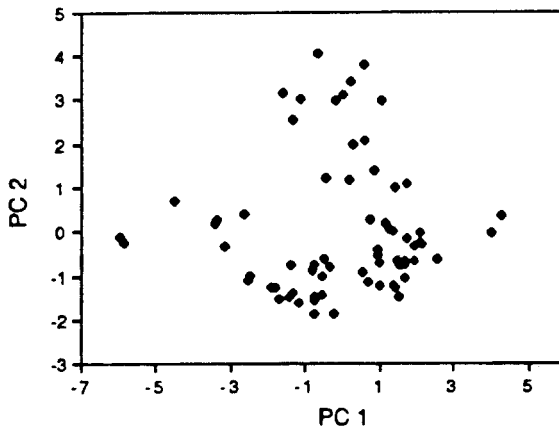


Figura 6. Notas de las especies de peces en los primeros dos componentes principales.

nales intermedias. El tercer ápice corresponde a las especies con valores altos de CP1 y valores bajos o intermedios en CP2. Tienen muy poca o ninguna protección paternal de la cría, épocas de reproducción cortas, un solo episodio de reproducción cada año, por predominancia de adultos en la población durante la sequía, y predominancia de juveniles en la época lluviosa generaciones largas, fecundidades altas o moderadas, pequeños oocitos y el cuerpo o grande o mediano en tamaño. En la mayoría, estas especies mostraron grandes fluctuaciones en su población. Encontramos 17 especies pequeñas con valores intermedios entre las dos últimas estrategias mencionadas (valores intermedios o bajos para CP1, y bajos para CP2). Estas especies comparten muchos de los atributos de las asociadas con valores altos para el ápice del CP1 (o sea reproducción estacional y poca inversión en cada individuo de la cría) y los que mostraron valores bajos para CP1.

Análisis de Varianza

En cierto grado, la composición de los tres grupos ubicados cerca de cada ápice en la Fig. 6 está asociada con la filogenia. Por ejemplo, cinco de las especies del primer grupo (CP2 alto) son miembros del orden Perciformes (Cichlidae), cinco son bagres (Siluriformes), y 2 son charácidos (Characiformes). Asimismo, el segundo grupo (CP2 bajo) está dominado por charácidos y cypriodontidos (dos peces anuales y un poeciliido). El último grupo (CP1 alto) está compuesto mayormente de charácidos, bagres y peces cuchillos (Gymnotiformes). Sin embargo, la familia más diversa, Characidae, tiene representantes en los tres grupos. Los resultados de la ANOVA indican que en todos los casos menos uno (episodios de reproducción por época en el análisis a nivel de familia) los parámetros se afectan significativamente por orden y familia (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados de ANOVA para ver los efectos de Orden, Familia y log-LE.

PARAMETRO	ORDEN		FAMILIA		LOG LE	
	F	P	F	P	F	P
FLUCT	3.23	0.011	2.92	0.001	1.37	0.17
DUR GEN	4.63	0.001	1.85	0.038	2.88	0.0009
ESTACION	5.32	0.0004	1.91	0.031	1.12	0.36
EPISODIOS	11.68	0.0001	6.66	0.0001	1.54	0.10
log-FECUND	6.11	0.0001	3.32	0.0003	3.99	0.0001
TAMANO OVA	2.46	0.042	2.58	0.003	1.2	0.29
PROT PAT	31.05	0.0001	12.95	0.0001	1.04	0.44
DISTR SECA	11.44	0.0001	6.88	0.0001	1.36	0.18
DISTR LLUVIAS	2.50	0.039	1.68	0.067	5.48	0.0001
log-LE	3.74	0.0004	1.95	0.027		

Aunque observamos mucha variación en el tamaño del adulto dentro de muchas familias (el rango de la longitud estándar en Characidae era 28 - 313 mm, en Cichlidae 30 - 230 mm, en Callichthyidae 35 - 216 mm, en Loricariidae 26 - 233 mm, en Pimelodidae 38 - 200 mm), queda vigente la hipótesis de que los patrones de covarianza entre los parámetros de la estrategia de vida se deben a la alometría (Dunham y Miles 1985, Sampson y Werk 1986). Los resultados de los ANOVA indican que la log-LE tuvo un efecto significativo sobre el patrón de variación sólo en tres de nueve de estos parámetros (Tabla 4). Pero dentro del contexto de las estrategias de vida que discutiremos más adelante, observamos que era de esperarse que todos los tres parámetros (distribución de edades en lluvias, fecundidad, y duración de generación) variaron con el tamaño (Winemiller 1988). Aunque podríamos esperar que la habilidad de realizar una fecundidad alta debe exhibir un patrón de varianza alométrica también, encontramos que los peces más grandes no necesariamente muestran fecundidad alta (p. ej. *Potamotrygon*, *Hypostomus*, *Loricariichthys*, *Pterygoplichthys* y *Crenicichla*).

Los resultados de los ANOVA anidados muestran que el orden taxonómico tuvo efecto significativo sobre 5 de 9 parámetros (Tabla 5). Efectos de la familia taxonómica fueron significativos para episodios de reproducción por año, tamaño de oocito, protección paternal y la distribución de edades en sequía. Log LE modeló una parte significativa de la varianza para duración de la época reproductiva, episodios por año, log-fecundidad, y tamaño de oocito. La mayor parte de la varianza total fue atribuida al log-LE para duración de la generación y distribución de edades lluvias, aunque no obtuvimos estadísticas en apoyo de esto ya que no había varianza residual (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de ANOVA anidada (con una cola), para ver la influencia de orden y familia.

PARAMETRO	ORDEN			FAMILIA			log-LE			VARIANZA RESIDUAL
	% VAR	F	P	% VAR	F	P	% VAR	F	P	
FLUCT	4.6	1.05	ns	35.9	1.40	ns	22.7	1.64	ns	36.7
DUR GEN	27.1	2.20	ns	0.0	0.94	ns	72.0	-	-	0.0
ESTACION	30.9	2.51	<0.05	0.0	0.82	ns	64.9	17.3	<0.01	4.1
EPISODIOS	42.1	4.13	<0.005	26.9	2.58	0.01	25.8	6.23	<0.05	5.1
log-FECUND	26.5	2.45	<0.05	19.7	1.79	ns	51.1	21.0	<0.01	2.5
TAMANO OVA	0.0	0.96	ns	33.5	2.10	<0.05	64.0	26.6	<0.005	2.4
PROT PAT	71.0	11.6	<0.0001	12.4	2.71	<0.05	16.6	-	-	0.0
DISTR SECA	40.6	4.15	<0.005	28.7	3.12	<0.005	30.5	-	-	0.0
DISTR LLUVIAS	9.4	1.11	ns	7.5	1.25	ns	63.1	-	-	0.0
GRADOS DE LIBERTAD		5	65		17	40		4	44	

Tabla 6. Resultados del análisis de componentes principales por separado para los tres ordenes de peces.

Characiformes			
	Eigenvalor	Varianza Acumulativa	
CP1	5.06	0.506	
CP2	2.13	0.719	
CP3	1.05	0.824	

PARAMETRO	CP1	CP2	CP3
FLUCT	0.171	1.118	0.816
DUR GEN	0.375	-0.123	-0.227
ESTACION	-0.369	-0.291	-0.156
EPISODIOS	-0.348	0.282	-0.138
log-FECUND	0.380	-0.007	-0.242
TAMANO OVA	0.232	0.507	-0.056
PROT PAT	0.172	0.557	0.246
DISTR SECA	0.234	-0.398	0.202
DISTR LLUVIAS	-0.397	-0.030	0.155
log-LE	0.363	0.282	-0.230

Siluriformes			
	Eigenvalor	Varianza Acumulativa	
CP1	3.83	0.383	
CP2	2.69	0.653	
CP3	1.09	0.761	

PARAMETRO	CP1	CP2	CP3
FLUCT	-0.357	0.034	0.357
DUR GEN	-0.152	0.350	0.540
ESTACION	0.406	-0.018	-0.375
EPISODIOS	0.423	-0.139	0.078
log-FECUND	-0.280	0.332	-0.423
TAMANO OVA	0.342	0.371	0.238
PROT PAT	-0.374	-0.244	0.092
DISTR SECA	0.188	-0.424	0.322
DISTR LLUVIAS	0.273	0.564	-0.080

Cichlidae (Perciformes)

	Eigenvalor	Varianza Acumulativa	
CP1	5.06	0.506	
CP2	2.13	0.719	
CP3	1.05	0.824	

PARAMETRO	CP1	CP2	CP3
FLUCT	0.002	0.251	0.876
DUR GEN	0.301	0.550	-0.019
ESTACION	0.201	-0.678	0.094
EPISODIOS	0.338	-0.246	0.398
log-FECUND	0.409	-0.088	-0.059
TAMANO OVA	0.404	0.079	0.039
PROT PAT	0.377	0.269	-0.210
DISTR SECA	0.000	0.000	0.000
DISTR LLUVIAS	-0.355	0.162	0.024
log-LE	0.402	0.028	-0.125

Análisis Ordinal

Los órdenes Characiformes y Siluriformes + Gymnotiformes (antes se consideraron los Gymnotiformes como parte del orden Siluriformes), incluyen suficientes especies para permitir unos análisis independientes de componentes principales. Debido a que el orden Perciformes figuró importantemente en la primera estrategia (el ápice asociado con altos valores de CP2), también fue analizado independientemente, a pesar que el número de observaciones, 6, es menor al número de variables. Cuando incluimos todos los diez parámetros (con log-LE y log-fecundidad), los resultados para Characiformes fueron muy similares a lo que encontramos para todas las 71 especies analizadas (de 5 órdenes diferentes). Los primeros tres CP modelaron 82% de la variación observada, y los signos y magnitudes fueron parecidos al análisis global (Tabla 6). La fluctuación de la población tuvo mayor efecto, y distribución de edades en sequía menos efecto sobre CP3 (10% de la variación total), comparando Characiformes con todas las especies. Los primeros tres CP modelaron 76 y 93% de la varianza multidimensional para Siluriformes y Perciformes respectivamente (Tabla 6). Aunque el CP1 fue influenciado por siete variables primarios en cada caso, no fueron los mismos siete involucrados con los Characiformes y todas las especies.

En cada caso donde parcelamos los valores de CP1 vs CP2 para las especies, obtuvimos una distribución de puntos que más o menos forma un triángulo (Fig. 7). En Characiformes, especies que tienen un período breve de protección paternal, grandes oocitos, grandes LE, moderadas a grandes fecundidades, y generaciones de cerca de un año fueron concentrados con valores altos de CP1 y CP2 (ej: *Hoplias malabaricus* y *Pygocentrus notatus*). Characiformes con valores altos de CP1 y bajos para CP2 mostraron fecundidades muy altas, generaciones de más de un año, reproducción estacional y no dan protección paternal (ej. *Brycon whitei*, *Prochilodus mariae* y *Schizodon isognathus*). Characiformes con valores bajos de CP1 mostraron reproducción no estacional, pequeños LE, pequeñas nidadas, episodios repetidos de reproducción y una carencia de protección paternal (ej. *Bryconamericus beta*, *Roeboides dayi*, *Corynopoma riisei*, y *Hemigrammus* sp). Siluriformes y peces cuchillos que tuvieron valores altos de CP1 y CP2 mostraron protección de la cría, grandes oocitos, pequeñas nidadas, repetidos episodios de reproducción y pequeñas fluctuaciones en la población (ej. *Ancistrus* sp, *Loricariichthys typus*, *Hoplosternum littorale* y *Gymnotus carapo*). Siluriformes y Gymnotiformes con valores bajos de CP1 pero altos valores de CP2 reprodujeron estacionalmente con fecundidades muy altas, intermedias o grandes LE, pequeños oocitos y carencia de protección paternal (ej. *Rhamdia* sp y *Rhamphichthys marmoratus*). Las especies de bagres y cuchillos con bajos valores para CP2 tuvieron pequeños cuerpos y

oocitos, bajas fecundidades, cero o poca protección paternal, y pequeñas fluctuaciones en la población (ej. *Otocinclus* sp, *Microglanis iheringi*, *Ochamocanthus alternus*, y *Corydoras* sp). Especies de varias familias fueron representadas en cada ápice del gráfico dos dimensional (Fig. 7). Entre las seis cichlidos, *Astronotus ocellatus* obtuvo valores altos para ambos CP1 y CP2, mostrando protección paternal (incluyendo un moco especial secretado por los padres que sirve como alimento para las larvas), grandes nidadas, cuerpo y oocitos grandes, y larga duración de generación. Como todos los miembros de la familia Cichlidae, *Aequidens pulcher* y *Caquetia kraussii* mostraron repetidos episodios de reproducción y protección paternal. Con sus valores altos de CP1 y valores bajos de CP2, estas especies tienen generaciones de duración intermedias en relación a los otros cíclidos de los llanos. Sólo la especie enana, *Apistogramma hoignei*, tuvo un valor bajo de CP1. En contraste con otros cíclidos neotropicales, los cíclidos enanos exhiben protección maternal de la cría, en vez de protección por ambos padres, tienen nidadas muy pequeñas (promedio = 59), y un oocito pequeño. El mataguaro, *Crenicichla geayi*, y la viejita, *Cichlasoma orinocense* fueron intermedios en relación a los demás en dos dimensiones (Fig. 7).

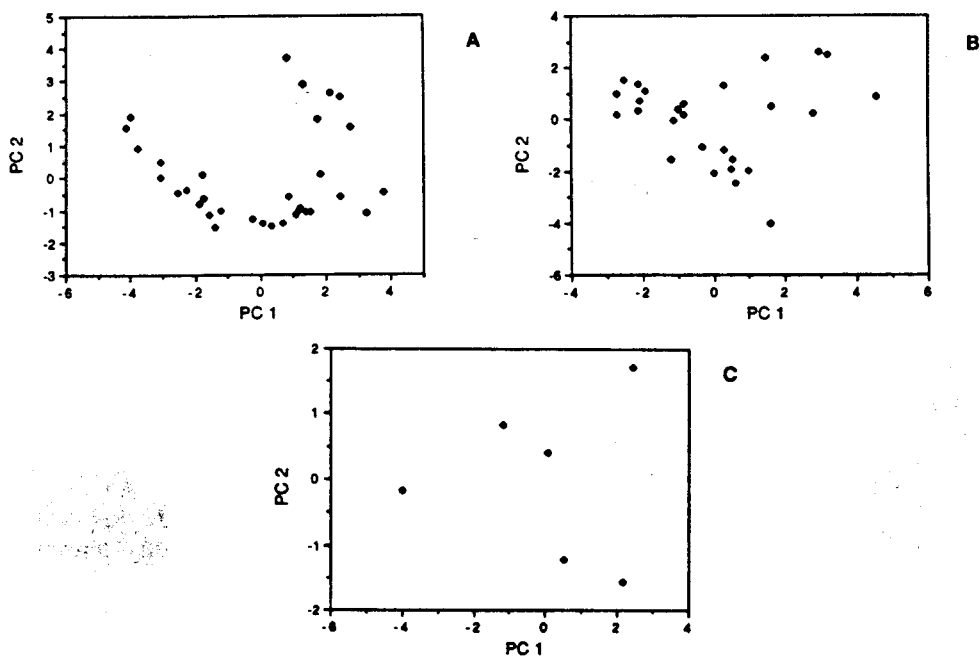


Figura 7. Notas de las especies de peces en los primeros dos componentes principales utilizando submuestras: A. Characiformes, B. Siluriformes y C. Perciformes.

Parece que los peces tropicales de agua dulce están ubicados en un gradiente de dos dimensiones con tres estrategias terminales distintas. Peces pequeños, con repetidos episodios de reproducción y que exhiban pequeñas inversiones en cada individuo de su cría, tienen una duración de su generación mínima. Peces más grandes y fecundos, que reproducen estacionalmente también invierten poca energía en cada individuo de su cría (el oocito es pequeño y no hay protección paternal) pero invierten más energía en su esfuerzo reproductivo en la época lluviosa. En contraste con estas dos estrategias, un grupo de peces que no reproducen estacionalmente tienen oocitos grandes, nidadas intermedias o pequeñas, y muestra protección paternal a la cría. Este grupo puede representar una estrategia asociada con invertir relativamente más energía en cada individuo de la cría, produciendo así una sobrevivencia más alta y una moderación en las fluctuaciones en el tamaño de la población entre estaciones.

DISCUSION

Los resultados de los análisis de componentes principales (CP) fueron extremadamente robustos y mostraron patrones cualitativamente idénticos cuando incluimos la longitud estándar como un parámetro, cuando lo transformamos a una escala logarítmica, cuando lo omitimos y cuando lo ajustamos a los datos para sus efectos residuales. El análisis de CP para tres submuestras (de los órdenes) fueron similares, dando una distribución de puntos más o menos triangular para un gráfico de CP1 vs CP2. Interpretamos el acuerdo entre estos análisis como evidencia de un patrón real que existe entre el juego de datos multidimensional, y no como un producto de los mismos análisis estadísticos (sensu Dunham y Miles 1985). El análisis de componentes principales identifica patrones dentro de juegos de datos multidimensionales complejos sin eliminar esta información, y podemos utilizarlo como base para ordenar y clasificar nuestras observaciones (Newhnam 1968). En todos los casos obtuvimos una distribución triangular de puntos. Los peces con intermedios valores de CP1 y valores altos de CP2, exhibieron una estrategia reproductiva asociada con una duración de la generación relativamente alta, una alta inversión de los padres en su cría (de tiempo, energía, etc.), una maduración sexual tarde, una época de reproducción larga con episodios repetidos, una sobrevivencia más alta, y con densidades poblacionales relativamente estables. Aunque hemos considerado los argumentos en contra de la imprecisión de la terminología r/K (Parry 1981) llamaremos la estrategia descrita arriba la "estrategia - K" en acuerdo con los otros autores ya citados. Los peces con valores bajos de CP2, en el otro extremo del eje del primer componente principal mostraron poca inversión paternal en su cría, sobrevivencia de juveniles más baja y densidades poblacionales más variables (o sea una "estrategia r").

El primer componente identificó dos estrategias entre los peces con valores medios y bajos de CP2 (Fig. 6). En el interés de no introducir nueva terminología, nombramos la estrategia asociada con una generación corta, baja fecundidad y poca inversión en la cría como la "estrategia r1". Llamaremos la otra estrategia, asociada con una generación relativamente larga, alta fecundidad y baja inversión en la cría, la "estrategia r2". Dieciocho de las especies que emplean la estrategia r2 hacen migraciones para su reproducción estacional (de distancias largas en *Prochilodus* y *Brycon*). Entre las especies que emplean la estrategia K, sólo *Hoplias* y *Pygocentrus*, y entre el grupo de r1 sólo *Charax*, migran localmente para reproducir.

Influencias Filogenéticas

Estos patrones de covarianza dentro del análisis de los componentes principales y las resultantes asociaciones de estrategias reproductivas de los peces fueron afectados por la longitud estándar o esquelética (que interpretamos aquí como un índice de tamaño), y por su filogenia, especialmente al nivel ordinal (Tablas 4, 5). Si en realidad los parámetros de la estrategia de vida representan adaptaciones, y están sujetos a la evolución a través de la selección natural, entonces la identificación de un elemento filogenético no debe sorprendernos. Como notamos antes, los patrones de covarianza entre los parámetros que utilizamos generalmente fueron más obvios cuando hicimos una comparación de niveles taxonómicos más altos (Pianka 1970; Ito 1978) en contraste con los niveles más bajos (Stearns 1980; 83, 83b). Este resultado está completamente de acuerdo con la idea de que las estrategias de la historia de vida evolucionan como una respuesta a la selección natural, y no representan artifices fenotípicos correlacionados con otras características del organismo. Los parámetros de la historia de vida pueden evolucionar en la misma manera que otras características de los seres vivos, p. ej. sus adaptaciones tróficas. Si existe un régimen selectivo apropiado, miembros de taxa muy divergentes pueden mostrar convergencia en relación a sus historias de vida. Los diversos caracoideos proveen un buen ejemplo. El orden Characiformes exhibe una divergencia fenotípica adaptativa tan grande que no se iguala a ningún otro orden animal (Fink y Fink 1981). Las 34 especies de caracoideos englobaron todas las tres estrategias discutidas anteriormente. Obviamente, esta variación fenotípica representa una divergencia evolutiva de un antecedente proto-characiforme que a lo mejor mostró menos variación en sus parámetros de la historia de vida, tal vez aún una asociada con uno de los tres ápices que identificamos en el continuo. Dado un tiempo suficiente para evolucionar (estimado en unos 100 - 175 millones de años para Carcoideos, por Fink y Fink, 1981), un grupo con poca variación en sus estrategias de vida puede evolucionar una impresionante diversidad de estos parámetros. Al corto plazo (para la evolución), pode-

mos esperar que los límites heredados en el diseño filogenético realmente existen (Harvey y Mace, 1982; Gittleman 1986). Por esta misma razón las comparaciones entre los taxa más distantes (menos relacionados) deben servir como guías más apropiadas para la teoría general de la evolución de historias de vida más que las comparaciones intraespecíficas.

La discusión previa no niega la existencia de límites del diseño entre los parámetros de la historia de vida. Estos parámetros, igual a las características físicas, ocurren en animales en combinaciones definidas y finitas, y cada combinación representa una estrategia algo distinta. En el fondo, la teoría de la evolución de la historia de vida hace un intento por explicar la naturaleza de los límites de diseño (o sea, los trueques que un animal realice al por ejemplo "sacrificar" crecimiento físico para producir más oocitos) inherentes en las distintas estrategias utilizadas por los seres vivos. Dentro de este contexto, no nos parece razonable tratar al tamaño como un factor que limita la evolución de las estrategias de la historia de vida. Dunham y Miles (1985) notaron que podemos igualmente creer el inverso, o sea, que la variación en tamaño corporal observada en animales es un resultado de la selección evolutiva sobre diferentes estrategias de historia de vida. En nuestros análisis, hubo una correlación positiva entre la longitud estándar y la fecundidad, tanto entre como dentro los taxa más altos. Lógicamente, un pez tiene que vivir suficiente tiempo y asimilar recursos suficientes para realizar una fecundidad alta. Consecuentemente, una nidada pequeña debe ser vista como una consecuencia lógica de un tamaño corporal pequeño (p. ej. *Poecilia*, *Creagrutus*), y una nidada grande como una posibilidad para los organismos grandes (p. ej. *Prochilodus*, *Brycon*), pero no como una consecuencia necesaria (p. ej. *Hypostomus*, *Potamotrygon*).

La base teórica para un continuo con tres ejes

Los modelos unidimensionales de la evolución de las estrategias de vida han sido frecuentemente interpretados como inadecuados para explicar todos los patrones de covarianza entre parámetros de la historia de vida observado en la naturaleza (Wilbur et al., 1974; Southwood et al., 1974; Rocha Pite et al., 1985). Continuos de dos dimensiones han sido propuestos en varias formas: (Whittaker, 1975; Grime, 1977, 1979; Greenslade, 1983). Aquí proponemos que existe un continuo de tres ejes o dimensiones, que tiene sus tres ápices asociados con las estrategias "K", "r1", y "r2". Hacemos el propuesto basado en la distribución observada (o sea la formación de grupos o "clusters" de especies en los tres ejes) de las especies de los peces estudiados, en relación a tres parámetros poblacionales. Las tres estrategias extremas pueden ser distinguidas cuando evaluamos simultáneamente los parámetros duración de la generación, fecundidad y sobrevivencia de los juveniles. Considerando los costos relativos y beneficios fisiológicos, la menor sobrevivencia de juveniles y menor fecundidad

son consecuencias lógicas de una minimización de la duración de la generación. En el caso extremo de la estrategia r1, observamos organismos como las bacterias, los protozoarios, y las algas diatomáceas, que son muy pequeños y producen nuevos individuos por la división celular. En este caso muy extremo de la estrategia r1, no es posible distinguir entre la sobrevivencia de los juveniles versus los adultos. Si imaginamos un organismo teórico, infinitamente pequeño evolucionándose desde la estrategia r1 hacia la r2 o la K, este organismo tiene que invertir relativamente más materia y energía en su soma (así aumentando la sobrevivencia del adulto) y en su cría aumentando o la mx (el número de hijas nacidas de una hembra de edad x) o (la sobrevivencia de los juveniles) al costo de una duración o tiempo (T) de generación mínima.

Al minimizar la duración de la generación, se aumenta la tasa intrínseca de aumento de la población, r, (Smith, 1945; Lewontin, 1966; Pianka, 1970) según la siguiente aproximación básica:

$$r = \frac{\log R_0}{T}$$

cuando la tasa reproductiva neta (R0) se acerca a uno (May, 1976). La estrategia r1 es mejor vista como aquella que maximiza r más eficientemente. La estrategia r1 debe prevalecer en relación a las otras estrategias que maximizan otros parámetros de la historia de vida al costo de una T (duración de generación) mínima, si no hay límites del crecimiento de la población (Lewontin, 1966).

La base teórica para las estrategias r2 y K se obtiene al sustituir lx mx, para R0 (son equivalentes para todos los valores de R0). Así obtenemos la ecuación:

$$r = \frac{\log \sum l_x m_x}{T}$$

que provee un modelo adecuado para interpretar cómo la selección natural resulta en las estrategias r2 o K como viables alternativas a la minimización de T (la estrategia r1). Ito (1978) discutió esta ecuación en relación a la evolución de estrategias de la historia natural y la densidad de los recursos alimentarios disponibles a los juveniles. Southwood et al. (1974) presentaron la siguiente ecuación similar para calcular la tasa finita de aumento de una población:

$$\ln \lambda = g - \frac{1}{T_c} \ln (R_m \times R_k)$$

donde g es la tasa de aumento de la población (por medio de nacimientos e inmigración), l es la tasa de pérdida de individuos por muerte y emigración, R_m es la natalidad máxima, R_k es la proporción de la cohorte que sobrevive, y T_c es la duración de la generación para la cohorte. Southwood et al. (1974) argumentó que la selección para una λ grande es la estrategia K, puede resultar o por la maximización de R_m o de R_k al costo de un aumento en la duración de la generación (T). Sin embargo, ellos propusieron que R_k está maximizada en la estrategia K (evitando mortalidad) en vez de R_m (balanceando mortalidad). Además, dijeron que la estrategia r maximiza R_m al minimizar la T_c en el intento de aumentar su λ . Sin embargo, maximizar la R_m tiene el mismo efecto sobre T como maximizar R_k . No discutieron la posibilidad de dos estrategias r .

Nosotros proponemos que la maximización de m_x (R_m) [natalidad] en relación a la l_x (R_k) [porcentaje de sobrevivientes], al costo de una T [duración de la generación] más larga constituye la estrategia r_2 . En igual manera, la maximización de l_x en relación al m_x efectivamente modela la estrategia K. Este modelo simple de tres parámetros es suficiente para explicar los costos vs beneficios asociados con las diferentes estrategias de vida observadas en los peces venezolanos estudiados. Pero, si aceptamos que la estrategia r_1 siempre maximizará la r más eficientemente, porque encontramos organismos que invierten energía o materia en su soma o crías extras, al costo de aumentar la duración de su tiempo de generación? Muchos estudiosos de la historia de vida han dicho que un cuerpo más grande, una inversión más grande en cada individuo de cría, una vida más larga, y una maduración sexual más tarde en la vida, evolucionaron como una respuesta a la competencia para recursos alimenticios limitados (Lack, 1954, 1966; Cody, 1966; Williams, 1966; MacArthur y Wilson, 1968; Pianka, 1970; Ashmole, 1971; Southwood et al., 1974). Siguiendo la metodología de Cole (1954), Goodman (1974) hizo un modelo de la estrategia K para aves oceánicas, considerando su reproducción durante toda la vida, y el costo vs beneficio de aumentar la sobrevivencia de los adultos (l_x) en relación a un aumento de natalidad (m_x). La manera en que los diferentes l_x y m_x producen costos o beneficios relativos es un aspecto universal de todos los modelos de la historia de vida (Murphy, 1968; Charnov y Schaffer, 1973; Schaffer 1974a, 1974b; Charlesworth, 1980; Michod, 1979; Lande, 1982).

Si la maximización de l_x (la estrategia K) representa una estrategia evolutiva superior en los ambientes donde los recursos son limitantes, entonces, podríamos preguntar ¿cuáles condiciones favorecerían una mayor inversión en m_x al costo de l_x y T ? Imaginaremos un organismo hipotético que maximiza su natalidad (m_x) al costo de todos los otros parámetros de su historia de vida. Para reproducir una nidada máxima, hay que asimilar recursos (así aumentando T), y la inversión en cada juvenil debe ser mínima (así reduciendo la sobrevivencia

(Ix) de los juveniles. El organismo debe reproducirse entonces en un solo episodio de reproducción suicida. En relación con la estrategia K, nuestro hipotético organismo r2, tiene una gran desventaja en un ambiente donde los recursos son limitantes. En ambientes que varían irregularmente (o sea donde no es posible predecir qué pasará), donde la población es por debajo de la capacidad de carga, o "no saturado", el organismo con la estrategia r2 tiene una desventaja relativa al que emplea la estrategia r1, porque la de r1 tiene la habilidad de expandir rápidamente su población aunque tiene baja sobrevivencia de juveniles y baja natalidad. La estrategia r2 sólo es favorable en ambientes que tienen una variación predecible, en donde el adulto sobrevive durante las condiciones menos favorables y reproduce durante un período de tiempo más o menos pronosticable, o dentro de un sitio que tiene condiciones favorables para el crecimiento y desarrollo juvenil.

Entre los peces llaneros estudiados, las especies que emplean la estrategia r2 todas se reprodujeron estacionalmente en sincronización con la época de lluvias. Los sitios estudiados variaron estacionalmente en las calidades del hábitat disponible, e interesantemente, 46 (de 20 familias y 5 órdenes) de las 71 especies analizadas fueron identificadas como utilizadores de la estrategia r2. Estas especies mostraron recrecimiento de sus gónadas durante la época seca seguido por una explosión de actividad reproductiva después de las primeras lluvias significativas de la época lluviosa (Winemiller, 1987). El crecimiento y desarrollo de las larvas era rápida, y al principio la sobrevivencia era alta en los nuevos hábitat acuáticos que formaron en Caño Maraca donde hubo comida abundante para las larvas (protozoos, algas, microcrustáceas e insectos acuáticos), y pocos predadores adultos. Durante el inicio de las lluvias, las estrategias r2 dominaron la comunidad de peces en Caño Maraca en tanto biomasa y densidad de individuos. Al seguir las lluvias, ellas cedieron a las estrategias r1 y K. Muchas especies que emplearon la r1 lograron densidades relativamente altas (p. ej. *Roeboides* y *Cheirodon*) durante la parte final de la época lluviosa (sep-dic.) a través del reclutamiento continuo de nuevos individuos, a pesar del aumento en la presión de predadores, y el decrecimiento de recursos alimenticios. Al proceder la sequía, las condiciones en el hábitat acuático empeoraron (eneatmay) drásticamente y todas las poblaciones sufrieron reducciones, especialmente las estrategias r2, que persistieron sólo como remanente adulto de las poblaciones que dominaron la comunidad antes. Muchas especies r1 y k continuaron su reproducción, aun en la sequía más severa (Winemiller, 1987), pero la mortalidad de los juveniles era alta.

La estrategia r2 (la maximización de natalidad para reproducción estacional) es vista como oportunista y adaptables cuando la calidad del hábitat es variable (o en el tiempo o en el espacio físico), y cuando el patrón de variación es a cierto

grado predecible. A menos que un organismo posea alguna adaptación fisiológica especial, bien sea en la fase embrionica (p. ej. las semillas inactivadas, los huevos o pupas durmientes de los insectos, o los embriones en animación suspendida de los peces anuales) o en su estado adulto (p. ej. lagartos del desierto, Main, 1968), o el estado de animación suspendida en las anguillas de ciénega, *Synbranchus*, el ritmo o tiempo de variación (o sea entre eventos estacionales) no debe exceder la duración de vida del organismo que reproduce exitosamente. El tiempo o la duración de la generación tiene que ser suficientemente largo para garantizar que la estrategia r2 sobrevive por lo menos por un ciclo estacional completo: o sea vivirá desde la época buena en la cual nació hasta la próxima época buena cuando reproducirá. Aunque su comentario fue ofrecido en una discusión de la estrategia K, Pianka (1970) notó que lograr una generación que sobrepasa un año puede representar un evento trascendental para la evolución de la población, porque al pisar este umbral, los individuos sobrevivirán durante un ciclo completo, y tendrán experiencia con la gama completa de variación que ofrece el ambiente. En la terminología empleada por Southwood et al. (1974) y Southwood (1977), la relación T/H es generalmente mayor de 1 para la estrategia r2 que no tiene adaptaciones fisiológicas especiales (donde H es la duración de tiempo de la época favorable).

Boyce (1979) proveía un modelo teórico y una discusión de la estrategia r2 (su "type C dichotomy") para ambientes con variación estacional. El concluyó que una baja densidad poblacional o un ambiente con mucha fluctuación estacional favorecen fenotipos que tienen nidadas más grandes. Citó Cody (1966) y otros para corroboración empírica de su teoría. Tener un cuerpo grande y la habilidad de almacenar energía en grasa para una futura producción de gametos son vistos como características adaptables de reproducción en hábitat con fluctuaciones estacionales. Si la reproducción estacional representa la explotación de la época favorable, entonces la migración con fines reproductivos puede ser interpretado como la explotación de un sitio favorable para alta sobrevivencia juvenil sin la necesidad de mucha protección paternal. Dingle (1985) dijo que la migración permite escapar de las condiciones desfavorables, pero a la vez permite la explotación de los hábitats creados por los cambios sucesionales, estacionales, o en el caso de los organismos planctónicos, cambios diarios, en el ambiente. La estrategia r2 explota más eficientemente aquellos hábitats que son temporalmente o espacialmente heterogéneos, dado que existe cierto grado de posibilidad predecir los cambios.

La tabla 7 lista los atributos y correlaciones de cada estrategia de historia de vida que ocupa un ápice del continuo tricótomo teórico. La variación en la calidad ambiental y la distribución de los recursos en el espacio y en el tiempo son vistos como los factores principales que actúan en la selección de las estrate-

gias diferentes de la historia de vida. Queremos hacer énfasis en el punto que las tres estrategias deben representar los extremos teóricos de un continuo de dos dimensiones (en el sentido de Pianka 1970, 1983; Grime, 1977, 1979).

Tabla 7. Factores asociados con las tres estrategias de vida en el modelo de un continuo trilateral.

FACTOR	r1	r2	K
AMBIENTE	Muy severa o Muy inestable	Varia Estacionalmente	Relativamente Estable
FACTOR SELECTIVO PRINCIPAL	Incertidumbre sobre la vida futura por el ambiente inestable o Alta depredación	Occurencia periódica de condiciones buenas para reproducir	Limitación de recursos, y Alta depredación
PARAMETRO MAS AFECTADO	Corta Duración de Generación	Alta Fecundidad	Mucha inversión en cada cría
RESULTANTES AJUSTES A OTROS PARAMETROS	Baja Fecundidad, Poca inversión por cría	Baja inversión por cría, Larga duración de la generación	Baja Fecundidad, Larga duración de generación
OTRAS CARACTERISTICAS ASOCIADAS	Baja Supervivencia de adultos, Poca protec. paternal, Crecimiento rápido, Reproducción no sincronizada	Alta Supervivencia de adultos, Poca protección paternal, Crecimiento rápido, Reproducción sincronizada	Alta supervivencia de adultos, Extensa protección paternal, Crecimiento lento, Reproducción no sincronizada
POBLACION	Oportunística	Cíclica	Equilibrio/ Competitivo
MOVILIDAD	Colonización Local	Dispersiones lejos, o Migraciones	Sedentarios

Utilizamos información sobre la distribución de peces en el embalse Las Maja-guas como una prueba adicional de la hipótesis que dice que la estrategia K es más adaptable en ambientes estables, y potencialmente limitados en su recurso, que las dos estrategias r. El cuerpo principal del embalse provee un hábitat estable para peces comparada con las ensenadas de poca profundidad entre los canales de alimentación del embalse que traen agua durante la sequía desde unos ríos cercanos. Para aquellas especies para las cuales no obtuvimos datos ni de Caño Maraca ni de Caño Volcán (N = 15), asignamos una estrategia relativa en base a la información publicada sobre la reproducción, y en base de las estrategias empleadas por las especies incluidas en nuestro análisis que son más parecidas con ellas. Por ejemplo, asumimos que todos los cíclidos utilizan la estrategia K en base de la protección paternal que muestran, el

tamaño de sus huevos, etc. Las estrategias asignadas a cada especie está presentada en Apéndice 2. Identificamos 16 especies como estrategias K, 4 como r1, y 8 como r2 en la región léntica central del embalse La Majaguas. En un sitio que sufre fluctuaciones estacionales, identificamos 4 como K, 4 como r1, y 17 como r2, en otro sitio parecido encontramos 12K, 10 r1 y 39 r2. Un análisis de chi cuadrado indica que hay una asociación significativa entre las estrategias reproductivas y el hábitat para una matriz 3 x 3 ($X = 16.39$, 4df, $p < .01$) y en una matriz de 3 X 2 donde combinamos los r1 con los r2 sacamos la ecuación: ($X = 15.66$, 2df, $p < .001$). Los cuatro estrategias r1 colectados en la parte estable central del embalse todos vinieron de la zona litoral de poca pendiente y profundidad, donde fluctuaciones en el nivel del lago producen alteraciones relativamente grandes en el hábitat acuático.

La superficie adaptable de una historia de vida

Hemos presentado datos en apoyo de la hipótesis que existe un continuo tricotomo en base: 1) la distribución de las especies de peces en los primeros dos componentes del Análisis de Componentes Principales (ACP), 2) la teoría demográfica de inherentes costos vs beneficios en relación a los parámetros de la población l_x , m_x y T , y 3) en base de los límites fisiológicos que no permiten la simultánea maximización de l_x o de m_x con la minimización de T . La figura 8, es una representación de la relación teórica entre los parámetros T , m_x , y l_x de los juveniles. La relación entre T y m_x aparece como una función sigmoide debido a la tendencia de dar cada vez menos beneficios, en términos de producir más crías (más reproducción), en los valores mayores de T , y debido a los costos más altos en valores bajos de T (Horn y Rubinstein, 1985). Con pocas excepciones, la duración de la generación es positivamente correlacionada con el tamaño del cuerpo (Bonner, 1965) y con la cantidad de recursos disponibles inmediatamente para la producción de cría. El costo asociado con la producción de cría de "alta calidad" (o sea con mejor chance de sobrevivir) es desproporcionadamente mayor para organismos pequeños que tienen una T corta, en relación a aquellos organismos más grandes y con una vida más larga. Esperamos que los pequeños incrementos en T para organismos de larga vida deben resultar en pequeñas ganancias en términos de la habilidad de producir crías que son más móviles, más competitivas, o más "resistentes" a la predación.

Consecuentemente, el tiempo de generación, y la sobrevivencia de los juveniles deben mostrar una relación sigmoide también. Similarmente, la relación entre m_x y l_x de los juveniles, es representada como una función logarítmica, en vista de que el aumentar una nidada ya muy grande, por un solo huevo más, no va a disminuir más la sobrevivencia (que ya tiene un valor mínimo); en contraste, un aumento de un huevo a una nidada de uno, sí tendrá un efecto notable.

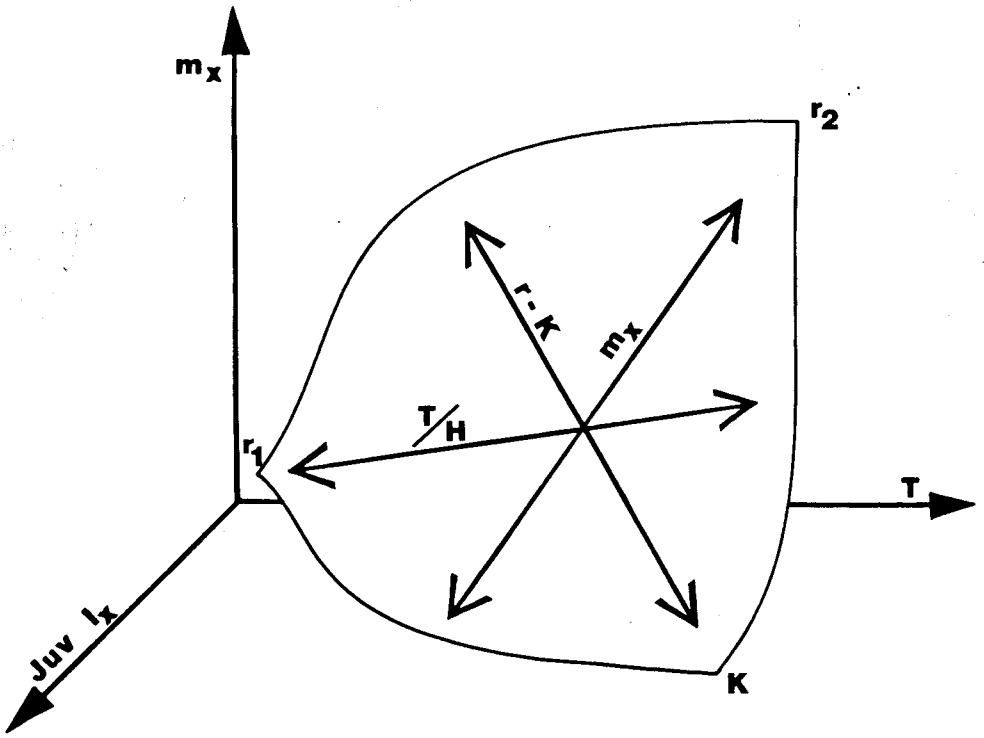


Figura 8. La superficie adaptativa teórica generada en base a restricciones demográficas. Se representan las dimensiones de selección $r-k$, de "cubrir las apuestas" o (T/H) , y la de fecundidad general (m_x) como vectores sobre la superficie.

En la Fig. 8, un eje que corresponde al continuo r/K pase por el ápice K y bisecta al borde formado entre los ápices de r1 y r2. Un eje de T/H, o la de "cubrir sus apuestas" pasa por la superficie desde r1, hasta el punto medio entre r2 y K en el punto extremo de r1, mortalidad alta (o también una mortalidad variable que no es posible predecir) está asociada con una inversión temprana en la reproducción. En el extremo de r2, la sobrevivencia alta de los adultos favorece una reproducción más tarde y la iteroparidad, y la relación T/H es alta. Un tercer eje corresponde mayormente a la fecundidad, o la relación de (sobrevivencia de los juveniles) / (sobrevivencia de los adultos), y pasa desde el ápice r2 al margen formado entre los extremos r1 y K. Proponemos que este modelo simple prediga una cantidad substancial de la covarianza observada entre los parámetros de la historia de vida en los organismos. Además, el modelo engloba, y en cierta forma reconcilia las diferencias entre los modelos previamente propuestos para explicar los relativos costos vs beneficios de la historia de vida. Las predicciones de tanto el modelo r/K y como las del modelo de "cubrir las apuestas" son aparentemente válidas dentro de nuestro esquema de un continuo tricótomo de historia de vida.

Finalmente, debemos discutir la observación de que las tres estrategias pueden ser utilizadas por diferentes especies en el mismo hábitat. ¿Si el ambiente es realmente responsable para la selección de los parámetros diferentes de la historia de vida, por qué no encontramos todas las especies utilizando la misma estrategia? Por ejemplo, Caño Maraca y Caño Volcán son ambientes estacionales, y 66% de sus especies residentes fueron identificadas como estrategias r2, los otros fueron estrategias de r1 o K. Creemos que la explicación reside en la relación entre la ecología trófica, y la variación en la abundancia de los recursos y la presión de los predadores. La mayoría de las estrategias r2 en ambos sitios fueron omnívoros e insectívoros. Los recursos alimentarios disponibles, tanto acuáticos y terrestres, son fuertemente influenciados por las lluvias estacionales. Las estrategias r1 fueron principalmente especies pequeñas, con dietas amplias y fueron sujetos a fuerte depredación. Dos excepciones fueron *Roeboides*, un predator facultativo de escamas, y *Charax*, cuyos adultos son piscívoros. Omnívoros bénticos y piscívoros predominan entre las estrategias K en estos sitios. La densidad de alimento para adultos es relativamente menos variable de estación a estación para estas especies. El período pico de disponibilidad de alimento para piscívoros adultos (finales de la época de lluvias y comienzo de sequía), no correspondió al pico de disponibilidad de alimento para juveniles (comienzo de lluvias). Teniendo los recursos alimentarios necesarios para producir gametos, los adultos que utilizan la estrategia K, probablemente podían producir algunas crías, que llegaron a ser subadultos durante la época de sequía (porque protegen sus crías). Como en sequía no hay muchos

peces reproductivos, no hay muchas crías y entonces no hay mucha "demanda" para alimentos para larvas, así las pocas producidas, encontraron qué comer.

La literatura que trata los diferentes aspectos de la teoría de la historia de vida ha crecido enormemente, y muchos problemas escapan de la envergadura de este informe. La fig. 9 es un intento de ubicar las estrategias de la historia de vida dentro de una jerarquía donde las características reproductivas están limitadas en cierto grado, por la historia evolutiva y biogeográfica del organismo. Las características reproductivas del organismo son las que determinan la sobrevivencia futura de la población, y como tales, son moldeadas por la selección natural. Las diferentes estrategias de la historia de vida son mejores vistas como el resultado de la evolución por selección natural, en vez de un resultado aleatorio de la evolución, como por ejemplo la variación genética que ocurre al azar. El modelo del continuo tricótomo, asume evolución no-aleatoria de las correlaciones entre los parámetros de la historia de vida. Con la incorporación de una dimensión adicional, el modelo reconcilia muchos de los conflictos percibidos entre teorías alternas. Aunque se pueden agregar más dimensiones para mejorar el poder predictivo del modelo, dos dimensiones, natalidad (m_x) y Tiempo de la generación (T), deben ser suficientes para separar las especies según su posición relativa en el continuo de la historia de la vida.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos la colaboración de E. Pianka, por sus comentarios sobre el manuscrito en inglés, y a G. Ríos U., L. van Balen y F. Berrade por la ayuda con la versión en español. Recibimos sugerencias valiosas de las siguientes personas: J. Bull, M. Ryan, M. Kirkpatrick, C. Thomas, J. Hayes, y L. Gilbert. Por su ayuda con el muestreo damos las sinceras gracias a L. Nico, A. Barbarino y N. Greig. Agradecemos a P. Urriola, R. Schargel, F. Mago-Leccia y C. Hubbs por su asistencia en obtener los permisos y visas. La Oficina Nacional de Pesca, del MAC, gentilmente otorgaba los permisos de pesca científica. Agradecemos también la grata colaboración de D. Urriola al permitirnos trabajar en su finca. Fondos para esta investigación fueron provistos a K.O.W. por La National Geographic Society. Finalmente, reconocemos el apoyo de FUNDACITE Centro-Occidental, y la UNELLEZ por el financiamiento de algunos de los equipos de muestreo, y el uso del laboratorio en el Museo de Zoología del Programa de Recursos Naturales Renovables.

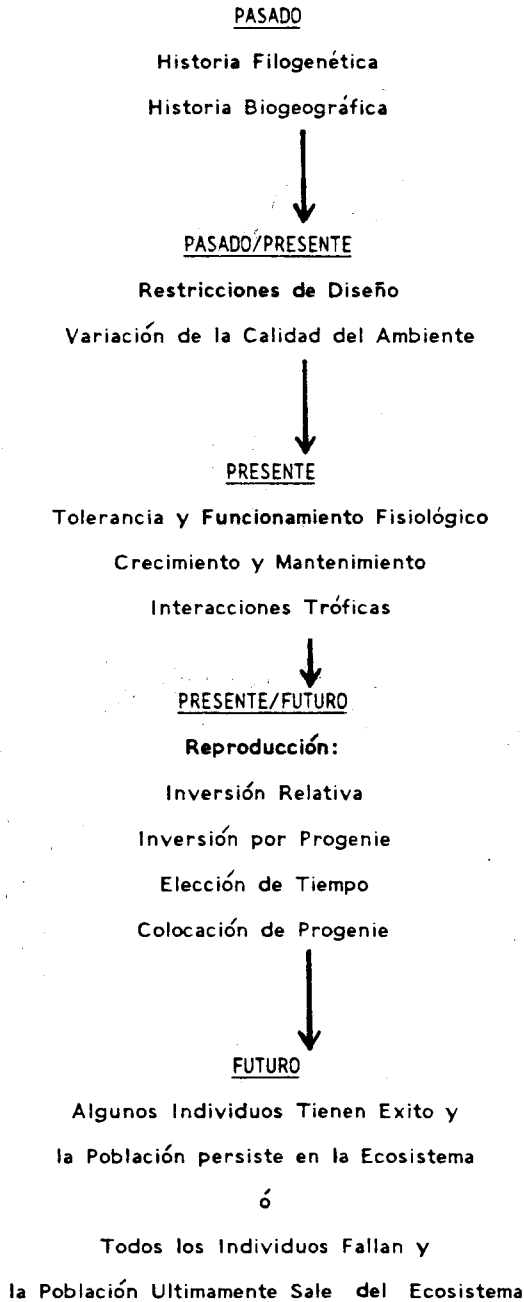


Figura 9. Una representación esquemática de las relaciones jerárquicas entre los factores históricos, las características de historia de vida, y la sobrevivencia.

LITERATURA CITADA

Ashmole, N. P. 1971. Sea bird ecology and the marine environment. 223-286 en D. S. Farner y J. R. King, eds. Avian biology. Vol. 1. Academic Press, New York and London.

Barclay, H. J. y P. T. Gregory. 1982. An experimental test of life history evolution using *Drosophila melanogaster* and *Hyla regilla*. Am. Nat. 120: 26-40.

Bell, G. 1984. Measuring the cost of reproduction. II. The correlation structure of the life tables of five freshwater invertebrates. Evolution 38: 314-326.

Bonner, J. T. 1965. Size and cycle: an essay on the structure of biology. Princeton University Press, Princeton.

Boyce, M. S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. Am. Nat. 114: 569-583.

—————. 1984. Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 427-447.

Calder, W. J. III. 1984. Size, function and life history. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Charlesworth, B. 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, Cambridge.

Charnov, E. L. y W. M. Schaffer. 1973. Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. Am. Nat 107: 791-793.

Clutton-Brock, T. H. y P. H. Harvey. 1979. Comparison and adaptation. Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci. 205: 547-565.

- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.* 29: 103-137.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*. John Murray, London.
- Dawson, P. J. 1977. Life history strategy and evolutionary history of *Tribolium* flour beetles. *Evolution* 31: 227-229.
- Dingle, H. 1985. Migration and life histories. 28-42 en M. A. Rankin, ed. *Migration: mechanisms and adaptive significance*. Marine Science institute, University of Texas, Port Aransas.
- Dunham, A. E. y D. B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126: 231-257.
- Fink, S. V. y W. L. Fink. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teolostei). *Zool. J. Linn. Soc.* 72: 297-353.
- Giesel, J. T. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 57-79.
- Gittleman, J. L. 1986. Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *Am. Nat.* 127: 744-771.
- Goodman, D. 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *Am. Nat.* 108: 247-268.
- Greenslade, P. J. M. 1983. Adversity selection and the habitat temple. *Am. Nat.* 122: 352-365.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- _____. 1979. *Plant strategies and vegetation process*. John Wiley & Sons, Ltd., New York.
- Hairston, N. G., D. W. Tinkle, y H. M. Wilbur. 1970. Natural selection and the parameters of population growth. *J. Wildl. Manage.* 34: 681-690.
- Harvey, P. H. y G. M. Mace. 1982. Comparisons between taxa and adaptive trends: problems of methodology. 343-362 en King's College Sociobiology Group, eds. *Current problems in sociobiology*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Horn, H. S. 1978. Optimal tactics of reproduction and life-history. 411-429 en J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Horn, H. S. y D. T. Rubinsteins. 1984. Behavioral adaptation and life history. 279-298, en J. R. Kerbs y N. B. Daries, eds, *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. 2nd ed. Sinauer Associates. Uderland, Mass.
- Ito, Y. 1978. *Comparative ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607-615.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. Pages 79-94 en H. G. Baker and G. L. Stebbins, eds. *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York and London.
- Lilyestrom, C. 1983. Aspectos de la biología del coporo (*Prochilodus mariae*). *Rev. UNELLEZ Cienc. Técnol.* 1: 5-11.
- Lilyestrom, C. y D. Taphorn. 1983. Aspectos de la biología y conservación de la palambra (*Brycon whitei*). Myers y Weitzman, 1960. *Rev. UNELLEZ Cienc. Tec-nol.* 1: 53-59.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *Theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Main, A. R. 1968. Ecology, systematics, and evolution of Australian frogs. 37-86 en J. B. Cragg, ed. *Advances in ecological research*. Vol. 5. Academic Press, London and New York.
- May, R. M. 1976. Estimating r: a pedagogical note. *Am. Nat.* 110: 496-499.
- McLeod, M. J., D. J. Hornbach, C. M. Way, A. J. Burky, y S. I. Guttman. 1981. Environmental heterogeneity, genetic polymorphism, and reproductive strategies. *Am. Nat.* 118: 129-134.
- Mertz, D. B. 1975. Senescent decline in flour beetle strains selected for early adult fitness. *Physiol. Zool.* 48: 1-23.
- Michod, R. E. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *Am. Nat.* 113: 531-550.
- Murphy, G. I. 1968. Pattern in life history and the environment. *Am. Nat.* 102: 390-404.

- Newnham, R. M. 1968. A classification of climate by principal component analysis and its relationship to tree species distribution. *Forest Sci.* 14: 254-264.
- Parry, G. D. 1981. The meanings of r- and K- selection. *Oecologia (Berl.)* 48: 260-264.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.* 100: 592-597.
- _____. 1972. r and K selection or b and d selection? *Am. Nat.* 106: 581-588.
- _____. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.* 16:775-784.
- _____. 1983. *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York.
- Pianka, E. R. y W. S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109: 453-464.
- Pielou, E. C. 1984. *The interpretation of ecological data*. John Wiley & Sons, New York.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- Rocha Pite, M. T., T. Avelar, and M. Matos. 1985. The "r-K selection model" and life history strategies. *Cienc. Biol. Syst. (Portugal)* 5: 269-297.
- Schaffer, W. M. 1974a. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am. Nat.* 108: 783-790.
- _____. 1974b. Selection for optimal life histories: the effects of age-structure. *Ecology* 55: 291-303.
- Schaffer, W. M. y P. F. Elson. 1975. The adaptive significance of variation in life history among local populations of Atlantic salmon in North America *ecology*. 56: 577-590.
- Sibley, R. y P. Calow. 1983. An integrated approach to life-cycle evolution using selective land-scapes. *J. Theor. Biol.* 102: 527-547.
- _____. 1984. Direct and absorption costing in the evolution of life cycles. *J. Theor. Biol.* 11: 463-473.
- _____. 1986. *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Smith, F. E. 1954. Quantitative aspects of population growth. 277-294 en E. Boell, ed. Dynamics of growth processes. Princeton University Press, Princeton.

Southwood, T. R. E. 1976. Bionomic strategies and population parameters. 26-48 en R. M. May, ed. Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

_____. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? J. Anim. Ecol. 46: 337-365.

Southwood, T. R. E., R. M. May, M. P. Hassel, y G. R. Conway. 1974. Ecological strategies and population parameters. Am. Nat. 108: 791-804.

Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics; a review of the ideas. Q. Rev. Biol. 51: 3-47.

_____. 1977. The evolution of life-history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 145-171.

_____. 1978. A new view of life-history evolution. Oikos (Copenhagen) 35: 266-281.

_____. 1983a. A natural experiment in life-history evolution: field data of the introduction of mosquitofish (*Gambusia affinis*) to Hawaii. Evolution 37:601-617.

_____. 1983b. The genetic basis of differences in life-history traits among six populations of mosquitofish (*Gambusia affinis*) that shared ancestors in 1905. Evolution 37: 618-627.

_____. 1983c. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in mammals (Copenhagen) Oikos 41: 173-187.

Taylor, C. R. y C. Condra. 1980. r- and K-selection in *Drosophila pseudoobscura*. Evolution 34: 1183-1193.

Tinkle, D. W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. Am. Nat. 501-516.

Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems. MacMillan Publishing Co., New York.

Wilbur, H. M., D. W. Tinkle, y J. P. Collins. 1974. Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution. Am. Nat. 108: 805-817.

Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100: 687-692.

Winemiller, K.O. 1987. Feeding and reproductive biology of the curito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan Llanos with comments of the possible function of the enlarged male pectoral spines. *Env. Biol. Fish.* 20: 219-227.

Wourms, J. P. 1972. Developmental biology of annual fishes III. pre-embryonic and embryonic diapause of variable duration in the eggs of annual fishes. *J. Exp. Zool.* 182:389-414.

APENDICE 1

EXPLICACION DE LOS VALORES ASIGNADOS A LOS PARAMETROS DE HISTORIA DE VIDA

1. Fluctuación poblacional [FLUCT]. Es la coeficiente de variación del Número (N) de peces en la población muestreada en las 12 colecciones mensuales, en cada sitio.
2. Distribución de edades (o tamaños en la sequía [DISTR. SECA]. Fue codificada como sigue, en base de las distribuciones de edad en cada muestra mensual. 0 = sin adultos; 1 = con más juveniles y subadultos; 2 = aproximadamente una cantidad igual de inmaduros y adultos; 3 = con casi todos adultos.
3. Distribución de edades (o tamaños) en la época de lluvias [DISTR. LLUV]. Fue codificado como sigue, en base de las distribuciones de edad en cada muestra mensual. 0 = sin adultos; 1 = con más juveniles y subadultos; 2 = aproximadamente una cantidad igual de inmaduros y adultos; 3 = con casi todos los adultos.
4. Duración de la Generación [DUR. GEN]. Estimado (en meses) como el tiempo desde la eclosión del embrión (o parturición) hasta la primera vez que reproduce el pez, en base de datos recolectados sobre la duración de la época reproductiva, la distribución de tamaños de individuos, y el tamaño mínimo de maduración sexual en cada población.
5. Duración de la Estación Reproductiva [ESTACION]. Medido (en meses) de gráficos de los códigos medios de las gónadas, longitud estándar media, y la proporción relativa de juveniles presentes en las muestras cada mes, en cada sitio.

6. Episodios Reproductivos por Año, por individuo [EPISODIOS]. Estimado de gráficos de los códigos medios de las gónadas por mes, y la distribución de tamaños de las ovas en ovarios maduros.

7. Fecundidad [FECUND]. El número promedio de los oocitos más grandes presentes en tres hembras maduras.

8. Tamaño máximo de la ova [TAMAÑO OVA]. medida con precisión de 0.05 mm.

9. Protección Paternal [PROT PAT]. Codificado como la suma de A + B + C + D, según estos criterios:

A = ubicación especial de los embriones (1), o de las larvas (1), o de ambos (2).

B = con un período breve de nutrimento provisto por los padres para las larvas (2), si el período es largo (4).

C = período breve de protección: un sexo (1), ambos (2), período largo de protección: un sexo (3), ambos (4).

D = período de gestión muy largo (4).

10. Longitud Estándar Máxima [LE]. Medido con una precisión de 0.1 mm con el ejemplo más largo colectado.

APENDICE 2
MATRIZ DE DATOS PARA LOS PECES DE CANO MARACA Y C. VOLCAN

ESPECIE	FLUCT.	DIST. SECA	DIST. LLUV.	DUR. GEN.	ESTACION	EPISODIOS	FECUND.	TAMANO OVA	PROT. PAT.	L1	N	SITIOS*	ESTRATEGIA
orden Myliobatiformes													
familia Potamotrygonidae													
1. <i>Potamotrygon orbignyi</i>	0.46	3	3	43	11	1	2	35.00	8	450	2	4	K
orden Characiformes													
familia Frythrinidae													
2. <i>Hoplias malabaricus</i>	0.63	2	1	12	5	4	2462	2.00	2	352	521	3	K
3. <i>Hopleyrhimus unitaeniatus</i>	1.78	3	1	12	2	1	6024	1.50	2	213	13	1	r ₂
familia Lebiasinidae													
4. <i>Characidium sp.</i>	1.16	3	2	11	4	2	154	0.65	1	28	234	1	r ₂
5. <i>Lebiasina erythrinoides</i>	0.46	3	1	12	2	2	2688	1.30	1	121	332	2	r ₂
6. <i>Pyrhulina lugubris</i>	1.27	3	2	12	3	2	82	1.00	1	35	353	1	r ₂
familia Anostomidae													
7. <i>Leporinus fiderici</i>	1.54	3	1	12	1	1	28950	1.00	1	252	71	1	r ₂
8. <i>Schizodon troganathus</i>	1.54	3	1	12	1	1	28950	1.00	1	255	91	1	r ₂
familia Prochilodontidae													
9. <i>Prochilodus mariae</i>	0.91	3	1	24	1	1	28950	1.00	1	260	363	3	r ₂
familia Curimatidae													
10. <i>Curimata argenteus</i>	1.17	3	1	12	2	2	3528	0.45	1	92	1671	3	r ₂
familia Characidae													
11. <i>Aphyocharax alburnus</i>	0.90	3	2	11	3	4	617	0.65	1	37	507	1	r ₂
12. <i>Astyanax integer</i>	1.00	3	1	12	1	2	8400	1.00	1	92	35	2	r ₂
13. <i>Astyanax bimaculatus</i>	0.97	3	1	12	2	1	4287	0.90	1	91	965	3	r ₂
14. <i>Astyanax metoe</i>	0.97	3	1	12	1	1	9528	1.00	1	106	185	2	r ₂
15. <i>Astyanax superbus</i>	1.00	3	1	12	1	2	800	0.65	1	64	10	2	r ₂
16. <i>Brycon whitei</i>	1.00	3	1	24	1	1	171545	1.50	1	313	14	2	r ₂
17. <i>Bryconamericus beta</i>	0.61	2	2	4	12	6	796	0.95	1	44	1341	3	r ₂
18. <i>Bryconamericus deuterodonoides</i>	1.15	3	2	6	6	3	243	0.85	1	39	289	2	r ₂
19. <i>Charax gibbosus</i>	1.10	3	2	6	6	4	280	1.00	1	101	324	1	r ₂
20. <i>Chetridontops geayi</i>	1.39	3	2	12	2	1	1108	0.75	1	28	112	1	r ₂
21. <i>Corynopoma risset</i>	0.80	2	2	4	10	4	135	0.85	1	43	323	2	r ₂
22. <i>Craugastus sp.</i>	0.91	2	2	4	6	2	94	0.80	1	28	754	2	r ₂
23. <i>Ctenobrycon spitarus</i>	0.69	3	1	11	2	3	755	0.75	1	52	1530	1	r ₂
24. <i>Gephyrocharax valenciae</i>	0.85	3	2	4	5	5	734	0.75	1	37	819	3	r ₂
25. <i>Hemigrammus sp.</i>	1.23	2	2	4	7	4	282	0.75	1	33	170	1	r ₂
26. <i>Markiana geayi</i>	1.07	3	1	12	2	1	3398	1.00	1	94	607	1	r ₂
27. <i>Odontostilbe pulcher</i>	1.06	3	2	4	5	3	1108	0.75	1	36	2392	1	r ₂
28. <i>Pygocentrus notatus</i>	1.19	3	1	12	3	3	3048	1.50	2	140	68	1	r ₂
29. <i>Ruehodes dayi</i>	0.84	2	2	3	12	2	4303	2.25	2	248	187	1	K
30. <i>Serrasalmus irritans</i>	1.60	3	1	12	3	6	280	1.00	2	72	1353	3	r ₂
31. <i>Serrasalmus medini</i>	1.92	2	1	12	3	3	3048	1.50	2	147	76	1	r ₂
32. <i>Serrasalmus rhombus</i>	1.21	3	1	12	3	3	4303	2.25	2	195	50	1	r ₂
33. <i>Tetragnonopterus argenteus</i>	1.34	3	1	12	1	1	3398	1.00	1	83	169	1	r ₂
34. <i>Tripottheus sp.</i>	1.35	3	1	12	2	1	3175	1.80	1	120	560	1	r ₂
familia Gasteroplecidae													
35. <i>Thoracocharax stellatus</i>	0.89	3	1	12	2	2	755	0.80	1	42	351	1	r ₂
orden Siluriformes													
suborden Gymnotoidei													
familia Aptereronotidae													
36. <i>Adonisternarchus devananzi</i>	1.82	3	1	12	2	1	323	1.35	1	185	59	1	r ₂
familia Gymnotidae													
37. <i>Gymnotus carapo</i>	0.66	3	2	12	5	3	567	2.00	2	297	362	1	r ₂
familia Hypsopomidae													
38. <i>Hypsopomus sp.</i>	0.95	3	1	12	2	3	323	0.75	1	184	68	1	r ₂
familia Rhamphichthyidae													
39. <i>Rhamphichthys marmoratus</i>	1.56	3	1	12	1	1	1000	1.35	1	392	23	1	r ₂
familia Sternopygidae													
40. <i>Eigenmannia virescens</i>	1.44	3	1	12	2	3	323	1.35	1	172	232	1	r ₂

suborden Siluroidei														
familia Auchenipteridae														
41	<i>Entomocorus gameroi</i>	1.60	3	2	12	2	2	238	0.85	1	42	56	1	F_2
42	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	0.86	3	1	12	2	2	750	1.90	1	115	222	1	F_2
familia Aspredinidae														
43	<i>Bucocephalus</i> sp.	0.68	3	2	12	3	4	178	1.00	1	58	652	1	F_2
familia Pimelodidae														
44	<i>Microglanis iheringi</i>	0.63	3	2	12	3	3	649	1.10	1	38	292	1	F_2
45	<i>Pimelodella</i> sp. 1	1.33	3	1	12	1	1	3150	0.55	1	68	9	1	F_2
46	<i>Pimelodella</i> sp. 2	1.57	3	1	12	2	2	4313	0.75	1	80	301	1	F_2
47	<i>Pimelodella</i> sp. 3	0.63	3	1	12	2	2	1587	0.85	1	68	208	1	F_2
48	<i>Rhamdia</i> sp. 1	0.82	3	1	12	2	1	11200	1.10	1	134	122	1	F_2
49	<i>Rhamdia</i> sp. 2	0.99	3	1	12	2	1	11585	1.05	1	200	36	2	F_2
familia Ageneiosidae														
50	<i>Ageneiosus brevifilius</i>	2.17	3	1	12	1	1	750	1.90	1	130	19	1	F_2
familia Trichomycteridae														
51	<i>Ochmacanthus alternus</i>	0.83	3	2	12	3	2	238	0.75	1	38	454	1	F_2
familia Callichthyidae														
52	<i>Corydoras ocnemus</i>	1.27	3	2	12	2	1	152	1.45	2	44	281	1	F_2
53	<i>Corydoras</i> sp. 1	0.93	3	2	12	2	2	143	1.25	2	56	210	1	F_2
54	<i>Corydoras</i> sp. 2	0.86	3	2	12	2	3	12	0.70	2	25	477	1	F_2
55	<i>Hoplosternum littorale</i>	0.83	3	2	12	2	2	2684	2.00	4	218	138	1	K
familia Loricariidae														
56	<i>Ancistrus</i> sp.	0.65	2	2	12	4	4	48	4.00	4	68	174	3	K
57	<i>Hypoptopoma</i> sp.	1.08	3	2	12	2	4	52	1.60	1	60	43	1	F_2
58	<i>Hypostomus</i> sp.	0.40	2	1	12	3	3	289	3.25	4	190	230	3	K
59	<i>Loricariichthys typus</i>	0.85	2	1	12	3	5	421	3.05	4	224	233	1	K
60	<i>Otocinclus</i> sp.	0.88	2	1	8	4	4	52	0.90	1	26	395	1	F_2
61	<i>Pterygoplichthys</i> sp.	0.87	3	2	12	3	3	763	3.50	4	233	138	1	K
62	<i>Rineloricaria</i> sp.	0.62	3	1	12	5	3	255	1.70	2	113	328	1	F_2
orden Cyprinodontiformes														
familia Cyprinodontidae														
63	<i>Pterolebias hoignei</i>	1.97	0	2	1	4	12	8	1.30	1	33	2	1	F_1
64	<i>Rachovia maculipinnis</i>	1.97	0	2	1	5	12	8	1.35	1	32	126	1	F_1
familia Poeciliidae														
65	<i>Poecilia reticulata</i>	0.97	3	3	2	12	4	19	1.90	4	26	1489	3	F_1
orden Perciformes														
familia Cichlidae														
66	<i>Aequidens pulcher</i>	0.55	2	1	8	9	3	871	1.75	6	89	1012	3	K
67	<i>Apistogramma hoignei</i>	0.95	2	2	4	6	2	59	0.65	4	30	220	1	F_1
68	<i>Astronotus ocellatus</i>	1.04	2	1	14	6	3	2301	2.40	7	181	106	1	K
69	<i>Caqueta kraussii</i>	0.74	2	1	8	11	3	3702	1.85	6	230	550	1	K
70	<i>Cichlasoma orinocense</i>	0.51	2	1	12	6	2	1287	1.85	6	112	301	1	K
71	<i>Crenicichla geayi</i>	0.54	2	2	12	6	2	230	1.80	6	100	106	3	K
orden Synbranchiformes														
familia Synbranchidae														
72	<i>Synbranchus marmoratus</i>	1.08	2	1	12	5	2	150	1.50	2	330	75	3	F_2

Nota: La estrategia reproductiva asignada a cada especie para el análisis Chi Cuadrado aparece en la última columna

* 1= C. Maraca, 2= C. Volcan, 3= ambos sitios.

** Estimado ser igual a los valores extremos de las otras 70 especies.

*** Colectado de otros sitios en los llanos occidentales.